

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

par

My Hanh LAUNOIS-LUONG
Expert en Acridologie

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

L'ALIMENTATION DU CRIQUET MIGRATEUR *Locusta migratoria capito* (Sauss.) EN PHASE SOLITAIRE A MADAGASCAR : REGIMES ET EFFETS

Soutenue le 25 janvier 1975 devant la Commission d'Examen :

M. BERGERARD J. Président
Mlle LAUGE G. Rapporteur
Mme FUZEAU-BRAESCH S. Examineur
M. CASSIER P. Examineur
M. LE BÉRRE J.R. Examineur

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

par

My Hanh LAUNOIS-LUONG
Expert en Acridologie

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

L'ALIMENTATION DU CRIQUET MIGRATEUR
***Locusta migratoria capito* (Sauss.)**
EN PHASE SOLITAIRE A MADAGASCAR :
REGIMES ET EFFETS

Soutenue le 25 janvier 1975 devant la Commission d'Examen :

M. BERGERARD J. Président
Mlle LAUGE G. Rapporteur
Mme FUZEAU-BRAESCH S. Examineur
M. CASSIER P. Examineur
M. LE BERRE J.R. Examineur

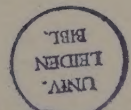
THESE

DE DOCTORAT EN SCIENCES NATURELLES

A L'UNIVERSITE DE LEIDEN
EXTRAIT DE LA THESE

MY HARE LAUNCHES (LONG
C'est un livre de poche

POUR SERVIR DE GUIDE DE LECTURE ET D'EXERCICE



L'ALIMENTATION DE L'ETAT MIGRATEUR
(Lecture de la thèse de M. (1944))
EN PHASE SOLITAIRE A MADAGASCAR :
REGIMES ET EFFETS

AVANT-PROPOS

Le présent mémoire a été préparé au Laboratoire d'Entomologie et d'Eco-physiologie Expérimentales de l'Université Paris-Sud à partir des études accomplies pendant l'exécution d'un Projet de Recherches des Fonds Spéciaux des Nations Unies sur le Criquet Migrateur à Madagascar (PNUD.FAO.MAG.70.523). L'auteur a participé à ce Projet en qualité d'Expert en Acridologie de l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture. Ses travaux ont été effectués en étroite collaboration avec ceux des Experts agro-météorologistes, éco-botaniste, écologiste, et acridologues intégrés dans une équipe pluridisciplinaire animée par le Directeur de Projet. Les aspects pratiques de ces études ont servi à l'élaboration des recommandations formulées auprès du Gouvernement Malgache. Une exploitation plus fondamentale et plus complète des documents réunis pendant plusieurs années consécutives dans le Sud-Ouest de l'Ile, a conduit l'auteur à présenter ses résultats pour soutenir une Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles. Par ailleurs, le problème acridien à Madagascar a été étudié dans des perspectives différentes et complémentaires par les autres Chercheurs du Projet.

REMERCIEMENTS

J'ai l'agréable devoir de remercier l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture d'avoir accepté qu'une exploitation plus approfondie des données recueillies pendant le Projet de Recherches sur le Criquet migrateur à Madagascar me permette de préparer ce mémoire.

Je rends hommage à l'entière collaboration du personnel de la Contre-Partie Malgache pour la réalisation des élevages et le soutien logistique de la Station Acridiennes de Bétioky, du Centre de Surveillance et de Lutte Anti-Acridienne, et du Groupe Aérien de Lutte.

J'ai eu le privilège de travailler avec une équipe pluridisciplinaire de Recherches dont les membres d'origines diverses : Nations Unies, Coopération Technique Française, Gouvernement Malgache, ont été pour moi de précieux interlocuteurs. L'un d'entre eux, Monsieur DURANTON, m'a particulièrement aidé pour la détermination des plantes et la mise en place des expériences.

Par ailleurs, je remercie la Coopération Technique Française d'avoir encouragé mes recherches en contribuant à leur diffusion.

J'exprime ma gratitude à Monsieur TETEFORT, Directeur de Projet, sous la direction duquel j'ai accompli mes recherches sur le terrain. Son expérience du *Locusta* à Madagascar m'a permis d'élargir ma conception des problèmes écologiques.

En acceptant d'être le Directeur de ma thèse et de m'accueillir au Laboratoire d'Entomologie et d'Eco-physiologie Expérimentale, Monsieur le Professeur LE BERRE m'a beaucoup aidé à préparer ce mémoire. Son expérience de la nutrition des insectes en général, et du criquet migrateur en particulier, m'a souvent servi dans mes recherches. Je suis très heureuse de le remercier pour ses encouragements et ses conseils.

Mademoiselle LAUGE, Chargée de Cours, n'a pas hésité à me consacrer des heures que je lui sais précieuses. Ses conseils et ses critiques ont beaucoup influencé l'élaboration de ce texte. Je tiens à lui exprimer ma profonde gratitude.

Monsieur le Professeur BERGERARD me fait l'honneur de participer au Jury. Je le remercie de l'intérêt qu'il porte à ce travail, dont il avait suivi les premiers développements à l'occasion de ma thèse de 3ème cycle.

Je remercie Madame FUZEAU-BRAESCH, Maître de Recherches au CNRS, d'accepter de faire partie de la Commission d'examen et de me faire bénéficier de ses critiques. Je suis très sensible à l'accueil bienveillant qu'elle m'a réservé et à la compréhension qu'elle a montré pour ces études écologiques.

J'exprime mes sincères remerciements à Monsieur le Professeur CASSIER pour l'amabilité de son accueil, et la discussion de mon expérience du terrain à la lumière des connaissances acquises au laboratoire. Je lui suis grée d'examiner ce travail et de faire ainsi le lien entre les recherches en laboratoire et sur le terrain.

TABLE DES MATIERES

AVANT PROPOS

REMERCIEMENTS

RESUME I

INTRODUCTION 1

CHAPITRE I - METHODES D'ETUDE

I. Méthode de détermination du régime alimentaire dans la nature 4

A. Généralités 4

B. Description de la méthode 5

1. Constitution de spécimens de référence 5

2. Technique de prélèvement des fèces 6

3. Identification des débris alimentaires 6

C. Mise au point d'une clé d'identification des débris graminéens 7

1. Caractères généraux de l'épiderme des graminées 7

2. Clé d'identification des débris graminéens 8

D. Discussion 10

II. Méthodes d'étude des préférences alimentaires 10

A. Etudes dans la nature 10

1. Méthode de relevés phénologiques de la végétation 12

2. Description des sites d'étude 12

a. Le fourré à *Acacia farnesiana* 13

b. La prairie à *Cynodon dactylon* 13

c. La savane à *Heteropogon contortus* 16

3. Variations temporelles et spatiales des préférences alimentaires du criquet
migrateur 16

B. Etudes en insectarium 18

1. Description sommaire de l'insectarium 18

2. Description des enceintes d'élevage 18

3. Protocole des essais et critères utilisés 21

III. Méthodes d'étude de l'influence de l'alimentation sur la physiologie du criquet
migrateur 21

A. Etudes dans la nature 21

B. Etudes en cages sur le terrain 22

1. Description des cages d'élevage 22

2. Critères utilisés 24

C. Etudes en insectarium 24

1. Conditions d'étude 25

2. Protocole des essais et critères utilisés 25

a. Imago 25

b. Oeuf 25

c. Larve 26

CHAPITRE II - CARACTERES DE L'ALIMENTATION

I. Caractères de l'alimentation dans la nature	27
A. Etude préliminaire.	27
1. Le fourré à <i>Acacia farnesiana</i>	27
a. Influence du biotope	27
b. Influence de l'état physiologique des femelles	29
2. La prairie à <i>Cynodon dactylon</i>	29
3. La savane à <i>Heteropogon contortus</i>	31
Conclusions	32
B. Relation entre la phénologie des graminées et le régime alimentaire du criquet migrateur	32
1. Le fourré à <i>Acacia farnesiana</i>	33
a. Début de saison des pluies	33
b. Saison des pluies	33
c. Début de saison sèche	37
2. La prairie à <i>Cynodon dactylon</i>	38
a. Début de saison des pluies	38
b. Saison des pluies	38
c. Début de saison sèche	41
3. La savane à <i>Heteropogon contortus</i>	42
Conclusions	45
C. Discussion générale	47
II. Etude expérimentale des caractères de l'alimentation	51
A. Etude du régime alimentaire des imagos	51
1. Comportement alimentaire en présence de diverses graminées	52
a. Graminées de milieu xérotrophe	53
b. Graminées de milieu mésotrophe	54
c. Graminées de milieu hygrotrophe	55
d. Essai récapitulatif	56
2. Evolution du choix alimentaire durant la vie imaginale.	57
a. Activité alimentaire en fonction de l'espèce graminéenne	58
b. Influence de la température et de l'humidité relative de l'air	62
c. Influence du sexe	66
d. Variations individuelles	67
3. Evolution du poids des fèces des femelles en fonction du régime alimentaire .	69
a. Caractères généraux de l'activité alimentaire des femelles	69
b. Caractères particuliers à chaque graminée sur la production des fèces	73
Conclusions	74
B. Etude du régime alimentaire des larves	75
1. Relativité de la valeur appétissante des graminées	75
2. Influence de l'état phénologique des graminées	78
3. Influence de l'âge de la larve à l'intérieur d'un stade.	81
4. Influence du caractère phasaire des larves	81
Conclusions	84

CHAPITRE III - INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR LA REPRODUCTION DES IMAGOS ET LE DEVELOPPEMENT DES LARVES.

I. Influence de l'alimentation sur la reproduction des imagos.	87
A. Etude des régimes simples	87
1. Influence de l'espèce graminéenne	87

a. Etude en insectarium	87
b. Etude en cages sur le terrain	101
2. Influence de l'état phénologique des graminées	102
3. Variations temporelles de l'effet des graminées	103
a. Variations saisonnières	104
b. Variations interannuelles	106
B. Etude des régimes mixtes	107
1. Influence des changements de régime pendant la vie imaginale	108
a. Saison chaude et humide	108
b. Saison fraîche et sèche	112
2. Influence des régimes mixtes maintenus pendant toute la vie imaginale	114
a. Saison chaude et humide	114
b. Saison fraîche et sèche	117
c. Saison chaude et sèche	119
C. Etude des régimes naturels	122
1. Evolution saisonnière de la production des œufs	122
a. Cas d'un biotope complexe	123
b. Cas d'un biotope simple	126
2. Influence de la composition floristique des biotopes sur la production des œufs	126
a. Plaine côtière Mahafaly	127
b. Plateau de Bétioky	127
Conclusions	129
 II. Influence de l'alimentation sur le développement des larves	133
A. Etude des régimes simples	133
1. Influence de l'espèce graminéenne	133
a. Etude en insectarium	134
b. Etude en cages sur le terrain	136
2. Influence de l'état phénologique des graminées	137
a. Saison chaude et humide	138
b. Saison fraîche et sèche	140
c. Saison chaude et sèche	141
3. Influence de l'état physiologique des graminées à l'intérieur d'un même état phénologique	142
4. Influence de l'organe de la graminée consommée	143
5. Variations temporelles de l'effet des graminées	144
a. Variations saisonnières	144
b. Variations interannuelles	147
B. Etude des régimes mixtes	148
1. Influence des changements de régime pendant la vie larvaire	148
a. Changement de régime au troisième stade	148
b. Changement de régime au quatrième stade	149
2. Influence des régimes mixtes maintenus pendant toute la vie larvaire	150
a. Saison chaude et humide	150
b. Saison chaude et sèche	152
C. Etude des régimes naturels	153
1. Variations de la survie larvaire	153
2. Variations des durées de développement	155
Conclusions	156
Conclusions	161

ESSAI DE SYNTHESE ET CONCLUSIONS GENERALES.

I. Régime alimentaire et habitat	163
II. Valeurs appétissantes et valeurs nourrissantes des graminées	165
III. Influence de l'alimentation sur la dynamique des populations	167
IV. Variations temporelles et spatiales de la qualité des graminées pour le criquet migrateur	171

BIBLIOGRAPHIE	175
---------------------	-----

ANNEXE I.

Description des épidermes de 37 graminées communes du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar	182
--	-----

ANNEXE II.

Carte toponymique du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar au 1/2 000 000ème ...	203
--	-----

RESUME I à III

La plupart des observations concernant l'alimentation du criquet migrateur dans la nature ont été effectuées sur des populations grégaires à cause des dégâts infligés principalement aux cultures vivrières. Les connaissances concernant la phase solitaire sont très fragmentaires et basées quasi essentiellement sur des observations ponctuelles ou des tests préliminaires réalisés par des écologistes préoccupés par des problèmes plus généraux. Les faits établis avant notre étude peuvent se résumer ainsi :

- le criquet migrateur semble exploiter sélectivement le tapis graminéen, mais les facteurs influençant son régime sont mal connus,
- la nature des aliments ingérés influe sur le potentiel de multiplication de l'espèce. Il reste à en préciser les mécanismes.

A partir de ces données générales, nous avons entrepris une étude approfondie de l'alimentation du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) en phase solitaire pendant quatre années consécutives à Madagascar. Le recensement précis des formations végétales grâce à la collaboration d'un éco-botaniste, et la bonne connaissance acquise sur la dynamique des populations acridiennes grâce aux études des acridologues travaillant en liaison avec nous, sont autant de circonstances très favorables à l'exécution de ces recherches interdisciplinaires.

Par suite des conditions particulières de travail dans lesquelles nous nous sommes trouvés, des techniques d'étude rigoureusement adaptées au terrain ont été mises au point en fonction de trois thèmes principaux de recherche :

- détermination du régime alimentaire du criquet migrateur dans la nature,
- mise en évidence des préférences alimentaires,
- influence de l'alimentation sur la reproduction des imagos et le développement des larves.

L'innovation méthodologique consiste essentiellement en l'élaboration d'une clé d'identification des débris graminéens trouvés dans les fèces des ailés du criquet migrateur. Plus d'une trentaine de graminées furent identifiées, et une description détaillée des épidermes de chacune d'entre elles est donnée en annexe. Pour l'étude des préférences alimentaires, des observations ont été faites dans la nature et en insectarium. Le principe des relevés phyto-phénologiques exécutés au même moment que l'examen des fèces des criquets sauvages est décrit, car il permet de montrer comment l'insecte exploite le tapis végétal. Les méthodes utilisées pour établir l'influence de l'alimentation sur la reproduction des imagos et le développement des larves sont plus classiques.

Les caractères de l'alimentation du criquet migrateur ont été étudiés dans la nature et en insectarium. Dans une première approche, nous avons tenté de définir le régime alimentaire des imagos en fonction du biotope, et en particulier du tapis végétal. Ce travail, conduit dans trois milieux différents : un fourré à *Acacia farnesiana*, une prairie à *Cynodon dactylon* et une savane à *Heteropogon contortus*, nous a permis de mettre en évidence l'influence du sexe des individus puis de l'état physiologique des femelles (état de vitellogenèse et état de gravidité). Ces données sont complétées par l'étude des relations entre l'état phénologique des graminées et le régime alimentaire de l'acridien. De plus, différentes expériences effectuées en insectarium vérifient ou explicitent certaines observations et conclusions issues des études dans la nature.

Il s'avère que *Locusta m.c.* en phase solitaire, est essentiellement graminivore. En effet, seulement 5 % des matériaux constituant les fèces ne sont pas d'origine graminéenne. Les espèces ingérées sont souvent des graminées méso-hygrophiles de grande extension géographique, présentes communément dans les formations herbues du Sud et du Sud-Ouest de l'île d'une part, et des espèces anthropiles des

friches et des jachères du Sud-Sud Ouest d'autre part. Le comportement alimentaire du criquet migrateur dépend de l'état phénologique des graminées et de l'organe consommé (feuilles ou inflorescences). Trois groupes fondamentaux de facteurs interviennent dans ce choix : la probabilité de rencontre d'une espèce végétale par le criquet migrateur, les qualités appétissantes de la plante vis-à-vis de l'acridien et la motivation de ce dernier. On peut alors distinguer les espèces végétales recherchées de celles qui sont neutres, délaissées ou refusées. Généralement les affinités alimentaires des larves et des imagos sont semblables. Au terme de ces investigations, nous proposons un schéma récapitulatif montrant les circonstances dans lesquelles le criquet migrateur fait un choix pour son alimentation, sa répartition spatiale n'étant pas strictement en rapport avec la qualité appétissante du couvert végétal.

Après avoir montré que le régime alimentaire de l'insecte change dans le temps et dans l'espace, nous avons étudié ses conséquences sur la reproduction de l'imago. Des expériences ont eu lieu en insectarium, en cages disposées sur le terrain et dans la nature, afin de comparer les effets des régimes simples (une seule graminée imposée toute la vie), et complexes (deux graminées ou plus offertes consécutivement ou simultanément selon les situations écologiques représentées). Toutes les espèces utilisées ont été choisies parmi celles qui sont consommées habituellement par le criquet migrateur dans la nature.

Il apparaît que chaque graminée a un effet spécifique sur la physiologie de la reproduction ce qui permet de distinguer les plantes favorables au fonctionnement ovarien de celles qui ne le sont pas. Mais il existe de nombreux intermédiaires même si toutes les graminées expérimentées sont dans un état phénologique semblable.

L'effet des graminées consommées dépend aussi de l'état phénologique : les jeunes feuilles sont généralement très nourissantes, qualité qui se maintient, ou apparaît seulement au moment de la floraison. Elle diminue souvent à la période de fructification et lorsque les feuilles commencent à jaunir. Elle atteint son minimum pour les chaumes dont l'utilisation digestive est subordonnée à l'ingestion simultanée d'une petite quantité de feuilles vertes.

Dans le cas où deux graminées sont consommées successivement, la plupart des changements d'alimentation au cours de la vie imaginale n'ont pas d'effets très particuliers sur la reproduction. Chaque période de vie pendant laquelle l'insecte consomme une seule graminée est caractéristique des effets de celle-ci avec peu de phénomènes supplémentaires lors du passage d'un régime à l'autre. Dans d'autres combinaisons graminéennes, le passé alimentaire modifie l'aptitude de la femelle à répondre vis-à-vis de la graminée suivante, et le fonctionnement ovarien peut être supérieur à celui obtenu à partir de la consommation d'une seule espèce. Lorsque deux graminées de valeurs nutritives différentes sont consommées ensemble, l'activité génésique des femelles est souvent de type intermédiaire, généralement assez proche de la graminée la plus favorable, ce qui s'explique souvent par les proportions relatives de chaque espèce ingérée par l'insecte. Il arrive aussi que les performances observées sur un régime mixte soient supérieures à celles obtenues sur chaque graminée correspondante. Les mélanges bénéfiques concernent surtout les graminées de friches et de jachères, ceux qui donnent des performances intermédiaires caractérisent davantage les steppes et les savanes, milieux de dispersion des imagos.

La valeur nutritive des graminées dans la nature pour la reproduction des ailés évolue en fonction des saisons. Elle est maximale en début de saison des pluies, décroît légèrement pendant la saison humide, subit une chute considérable en début de saison sèche et augmente sensiblement avant le début de la saison des pluies suivante. Elle dépend surtout des facteurs thermo-hydriques (précipitations en particulier) mais aussi des capacités de réponse de la végétation aux facteurs de l'environnement variant au cours de l'année selon son type biologique.

Dans la nature comme en élevage, le régime alimentaire des imagos en phase solitaire a une influence considérable sur la production des œufs. En revanche, il affecte dans une moindre mesure la viabilité embryonnaire.

L'étude de l'influence du régime alimentaire sur le développement des larves a été effectuée selon des protocoles expérimentaux similaires à ceux adoptés pour les imagos. Cependant, les combinaisons graminéennes ont été choisies en tenant compte de la moins grande mobilité générale des larves.

Le type d'alimentation a une grande importance pour le développement, la croissance et la survie des larves. La valeur nutritive d'une graminée dépend de l'espèce, de l'état phénologique et physiologique ainsi que de la nature des organes consommés (feuilles ou inflorescences). La valeur nutritive de toutes les espèces graminéennes expérimentées change saisonnièrement pour les larves dans les mêmes conditions qu'elle varie pour les imagos. Les changements de régime alimentaire, par suite d'une évolution phénologique de la végétation ou du déplacement des individus âgés, affectent beaucoup le développement larvaire qui prend rapidement les caractéristiques déterminées par la dernière graminée consommée. Le fait le plus remarquable concerne la plasticité de l'espèce : le temps de développement à chaque stade peut varier de 1 à 5 sans affecter la survie, et de 1 à 10 en conservant une fraction de la population vivante.

Dans la nature, aucune preuve directe de l'influence de l'alimentation sur la dynamique des populations larvaires n'a pu être apportée malgré l'existence de fortes présomptions.

L'ensemble de ces recherches conduit à examiner les rapports entre le régime alimentaire du criquet migrateur et son habitat. Les tolérances et les exigences des imagos et des larves sont ensuite comparées, et la relation existant entre les qualités appétissantes et leur valeur nutritive est établie, puis discutée. Les répercussions du régime alimentaire sur la dynamique des populations naturelles permettent de dresser un schéma général des variations temporelles et spatiales de la valeur nutritive des graminées pour l'acridien. Enfin, nous avons essayé de préciser l'importance relative du facteur alimentaire par rapport aux autres facteurs du milieu. Les conclusions les plus importantes sont les suivantes :

- Il y a souvent coïncidence entre les sites les plus fréquentés par l'acridien et la présence de graminées à haute valeur appétissante et nourrissante même si la composition spécifique de la végétation n'est pas le critère le plus important influant sur le choix des biotopes par les ailés.

- Les imagos et les larves en phase solitaire ont sensiblement les mêmes affinités alimentaires en présence des graminées que nous avons étudiées.

- Les espèces végétales les plus appétissantes pour le criquet migrateur sont aussi les plus favorables à son développement, sa croissance et sa reproduction. En particulier, les graminées se trouvant dans les sites de ponte sont les plus appréciées par les ailés, les plus favorables au fonctionnement ovarien, à la viabilité des œufs et au développement larvaire.

- Les variations de la valeur nutritive des graminées pendant une année climatologiquement moyenne ou lors de circonstances pluviométriques particulières (pluies précoces ou tardives, déficit pluviométrique) sont très différentes selon les aires acridiennes considérées dans le Sud-Ouest de Madagascar.

- Dans la nature, le facteur alimentaire agit souvent dans le même sens que les autres facteurs du milieu les plus importants pour le criquet migrateur (température et pluviométrie). Ses effets sont renforcés saisonnièrement par l'évolution climatique générale.

En conclusion, l'alimentation est réellement un facteur important pour la dynamique des populations du criquet migrateur à Madagascar. Les régimes alimentaires de l'imago et de la larve et la valeur nutritive des graminées consommées varient beaucoup dans le temps et dans l'espace, ce qui entraîne des répercussions aussi bien sur la vitesse de développement que sur le taux de croissance pondérale et la mortalité. A l'avenir, ce facteur pourrait être pris en considération dans la définition de l'optimum écologique de l'espèce et de son domaine de survie.

INTRODUCTION

En période d'invasion généralisée, le criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) cause d'importants dégâts aux cultures vivrières à Madagascar (ZOLOTAREV-SKY, 1933 — FRAPPA, 1948 — TETEFORT, 1953, 1969). Bien moins polyphage que d'autres acridiens migrants tels que *Nomadacris septemfasciata* (Serv.) ou *Schistocerca gregaria* (Forsk.), il consomme surtout les graminées, aussi bien les espèces sauvages (*Aristida*, *Cenchrus*, *Cynodon*, *Heteropogon*...) que les espèces cultivées (maïs, riz, blé, sorgho, canne à sucre...). Les essaims attaquent aussi les roseaux, les bambous, les palmiers (*Hyphaene*, *Medemia*) et même la vigne. DUHART (1951) note que la sous-espèce africaine *Locusta migratoria migratorioides* (Reich. et Farm.) se nourrit occasionnellement de coton, d'arachide, de bananier et de sisal en début de saison sèche. A cette période de l'année, ces plantes peuvent être consommées accidentellement à cause d'un appauvrissement des ressources alimentaires ou encore pour satisfaire des besoins immédiats en eau. Le caractère catastrophique des formations grégaires, en bandes larvaires ou en essaims constitués, sur l'économie agricole d'un pays explique le grand nombre d'observations relatives aux dégâts provoqués, justifiant des interventions de lutte anti-acridienne. Le criquet migrateur en phase grégaire a un régime assez diversifié, dominé cependant par une préférence marquée pour les graminées. Son comportement de refus vis-à-vis de certaines plantes est connu depuis longtemps (VOLKONSKY, 1937 — CHAUVIN et MENTZER, 1951). Dans la nature, il n'est pas démontré que toutes les espèces végétales consommées sont capables d'assurer le déroulement complet du cycle biologique.

En comparaison, le régime alimentaire du criquet migrateur en phase solitaire dans la nature est bien moins connu. Des observations ponctuelles de prise de nourriture (REMAUDIERE, 1954 — DESCAMPS, 1961a, 1962 — WINTREBERT, 1969 — FARROW, 1970) confirment le caractère graminivore de cet acridien d'ailleurs inféodé aux formations herbacées. En dehors de ces indications, les écologistes ont surtout insisté sur l'importance des associations à *Eragrostis* et à *Panicum* pour *Locusta* (DESCAMPS, 1953 — WINTREBERT, 1969), des jachères colonisées par *Eragrostis* (DAVEY, 1958). Il se peut ainsi que certaines plantes soient plus attirantes que d'autres pour le criquet migrateur, et conviennent mieux pour son alimentation. Mais les opinions sont contradictoires : FARROW (1970) n'a pas confirmé la relation entre la structure du tapis végétal et la distribution de l'acridien au Mali que GOLDING (1934) a constaté autour du lac Tchad. PORAS (1971) est le premier auteur à démontrer que le criquet migrateur africain *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) au Mali effectue un véritable choix alimentaire parmi les graminées présentes dans un biotope. Des tests préliminaires faits par ANDRIANASOLO (1972) sur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) en insectarium montrent que l'acridien en phase solitaire a des préférences alimentaires bien marquées.

Toutes ces observations apportent indiscutablement des éléments nouveaux, puisqu'elles établissent que l'insecte à l'état isolé a des préférences pour certaines graminées. Mais le fait que les données soient strictement limitées dans le temps et dans l'espace laisse sans réponse un certain nombre de questions importantes :

- comment le criquet migrateur trouve-t-il les plantes hôtes ?
- dans quelle mesure effectue-t-il un choix dans son alimentation ?
- dans quelles situations écologiques est-il le mieux préparé à manifester des préférences ?
- son régime est-il composé d'un petit nombre de graminées ou au contraire est-il très diversifié ?
- quelle est l'amplitude des variations saisonnières de son régime ?
- les affinités alimentaires entre les ailés et les larves sont-elles très étroites ?
- quels sont les facteurs du milieu influant sur la composition du régime ?

Il faut donc rechercher quels sont les mécanismes du choix alimentaire dans la nature comme différents auteurs ont tenté de le faire pour d'autres acridiens (CLARK, 1948 — WILLIAMS, 1954 — VUILLAUME, 1955 — MULKERN, ANDERSON et BRUSVEN, 1962 — MULKERN, TOCZEK et BRUSVEN, 1964 — MULKERN, 1967 — BERNAYS et CHAPMAN 1970 a). Au laboratoire, plusieurs facteurs sont connus à deux niveaux du comportement alimentaire : l'orientation à distance et la reconnaissance proche (DETHIER, 1953 — THORSTEINSON, 1960 — JOURDHEUIL, 1963 — LE BERRE, 1963 — BECK, 1965 — SCHOONHOVEN, 1972). Mais l'essentiel des études concerne surtout les facteurs intervenant à partir du moment où le criquet est en contact avec la plante (SINOIR, 1969 — BERNAYS et CHAPMAN, 1970b). Les qualités physiques et chimiques de l'espèce végétale incitant ou dissuadant la prise de nourriture : texture, teneur en eau, substances chimiques attractives ou répulsives, commencent à être connues. Notre propos est de compléter ces investigations dans les conditions naturelles, car d'autres groupes de facteurs interviennent avant que l'insecte ne soit en contact direct avec la plante (GANGWERE 1961). Nous allons donc nous intéresser plus spécialement à la description des caractères de l'alimentation du criquet migrateur en phase solitaire dans des situations écologiques et expérimentales variées pour dégager les principaux facteurs influant sur la composition du régime alimentaire. Cette étude devrait nous conduire à proposer des éléments de réponse aux questions précédemment posées.

Dans la nature, on a peu d'indications concernant l'influence du régime alimentaire sur la dynamique des populations. FARROW (1970) a envisagé son importance mais en procédant surtout par déductions. Des élevages réalisés en conditions semi-naturelles par PORAS (1971) sur le criquet migrateur africain au Mali et par nous-mêmes (LAUNOIS-LUONG 1972 a) sur le criquet migrateur malgache ont montré que chaque graminée a un effet spécifique sur la reproduction des imagos. Au laboratoire, les recherches effectuées concernent surtout des *Locusta* en population dense, plus proches de la phase grégaire que de la phase solitaire. Le problème de l'alimentation s'énonce à la fois sur un plan quantitatif et sur un plan qualitatif (PHIPPS, 1959). RUBTZOV (1934) a constaté une diminution de la production des œufs si la ration alimentaire est réduite. TAUBER, DRAKE et DECKER (1944) insistent sur l'importance de la qualité de la nourriture. L'activité génésique est très affectée si les plantes ingérées sont desséchées. L'espèce végétale importe aussi (PFADT, 1949). Le facteur alimentaire est considéré comme un facteur saisonnier influençant l'évolution des populations d'acridiens en élevage (NORRIS, 1950, 1957 — PAPILLON-TCHELEBI 1962). Pour *Locusta*, l'expression de la parthénogenèse dépend en outre de la qualité du régime alimentaire (LE BERRE 1974 c.p.). Ainsi, le facteur alimentaire est connu au laboratoire pour avoir un rôle important sur la reproduction des ailés. Il agit aussi le développement larvaire (KOZHANCHIKOV, 1950).

Malgré l'abondance des documents concernant les effets de l'alimentation sur le criquet migrateur au laboratoire, peu de faits portent sur la phase solitaire. Or, par suite des différences considérables existant entre les deux phases (UVAROV, 1966), il est très difficile d'extrapoler aux solitaires les conclusions faites à propos des grégaires. En conséquence, il est nécessaire de poursuivre et de diversifier les essais alimentaires réalisés en cages sur le terrain et en insectarium à partir de graminées sauvages. Nous constatons de plus, que les études réalisées dans ce sens concernent seulement les imagos d'une part, et les régimes simples, (c'est-à-dire composé d'une seule graminée souvent en pleine turgescence) d'autre part. Aussi, nous proposons-nous d'essayer de répondre aux questions suivantes :

— quels sont les effets sur la reproduction des imagos et le développement des larves :

- des graminées consommées en grande quantité par les criquets dans la nature ?
- des régimes composés d'une seule graminée (régime simple) prise à des états phénologiques différents,

- des régimes formés de deux graminées offertes successivement ou simultanément (régime mixte),
- les imagos et les larves ont-ils la même sensibilité au facteur alimentaire ?
- quelle est la place du facteur alimentaire par rapport aux autres facteurs du milieu pour le criquet migrateur ?

Pour donner des éléments de réponse à chacune de ces questions, nous avons couplé les études de l'effet des graminées avec la détermination du régime dans la nature de façon à adapter les expériences aux réalités écologiques.

Notre travail concerne *Locusta migratoria capito* (Sauss.) en phase solitaire et dans le Sud-Ouest de Madagascar. Il comprend trois parties.

La première est consacrée à l'exposé des méthodes d'étude que nous avons utilisées compte tenu des conditions de travail dans lesquelles nous nous sommes trouvés. Ces méthodes ont trait à trois thèmes principaux de recherche :

- régimes du criquet migrateur dans la nature,
- mécanismes du choix des plantes consommées,
- influence du facteur alimentaire sur la reproduction des imagos et sur le développement des larves.

Dans la seconde partie, les caractères de l'alimentation du criquet migrateur en phase solitaire sont exposés, soit à partir d'études réalisées dans des conditions naturelles, soit en procédant à des expériences. Nous considérons en particulier l'influence de la composition floristique du biotope, de la phénologie des graminées, du sexe des imagos et de l'état physiologique des reproductrices, sur le régime alimentaire dans la nature. En complément, les préférences alimentaires, l'évolution possible du choix alimentaire au cours de la vie imaginaire et une appréciation quantitative de l'activité alimentaire sont réalisées en insectarium sur les ailés. Les données obtenues sont complétées par des essais sur les larves permettant de discuter la notion de stabilité de la valeur appétissante des graminées. En outre, l'influence de l'état phénologique des graminées, de l'âge de la larve à l'intérieur d'un stade et du caractère phasaire des individus, sont discutés. L'ensemble de ces études nous permet de dresser un bilan général des caractères de l'alimentation du *Locusta* en phase solitaire à Madagascar.

Dans la troisième partie, les connaissances acquises précédemment sont utilisées pour mettre au point des régimes représentatifs des situations réelles que peut connaître l'acridien dans son milieu naturel. L'étude de l'influence de l'alimentation sur *Locusta m.c.* est effectuée essentiellement sur la reproduction des imagos et le développement des larves. Pour chaque stade biologique, le régime alimentaire est composé d'une seule graminée (régime simple), de deux graminées (régimes mixtes) ou plus de deux graminées (régimes complexes), en cages disposées en insectarium ou sur le terrain. Des observations réalisées dans la nature complètent les conclusions issues des études expérimentales. Nous sommes ainsi amenés à étudier l'influence de l'espèce graminéenne, de l'état phénologique et physiologique, de l'organe consommé, et des autres facteurs de l'environnement variant en même temps que le facteur alimentaire, sur la physiologie de l'acridien.

En conclusion, nous proposerons un essai de synthèse pour préciser la place du facteur alimentaire par rapport aux autres facteurs de l'environnement susceptibles d'agir sur la dynamique des populations naturelles, et pour définir les conditions dans lesquelles son rôle est prépondérant ou secondaire. La prise en considération du facteur alimentaire pourrait préciser la définition de l'optimum écologique de l'espèce, déjà décrit par LAUNOIS (1974 b) sur un plan thermo-pluviométrique. Ce travail trouve ainsi sa place dans un ensemble plus vaste permettant de mieux connaître les relations entre l'insecte et le milieu, grâce à un effort de collaboration inter-disciplinaire.

CHAPITRE I

METHODES D'ETUDE

L'étude de l'alimentation du criquet migrateur dans la nature comporte trois aspects complémentaires :

- détermination du régime alimentaire,
- recherche des préférences alimentaires éventuelles,
- influence de l'alimentation sur la physiologie de l'imago et celle de la larve.

Pour chacun de ces thèmes, des méthodes sont élaborées afin de concilier la précision nécessaire à toute observation et à toute expérimentation et les moyens d'investigation obligatoirement limités par les conditions de travail sur le terrain. Dans la mesure du possible, les informations de base sont obtenues à partir d'observations effectuées dans les conditions naturelles. On a pu ainsi établir les variations du régime alimentaire dans le temps et dans l'espace pour plusieurs situations différentes. Cependant, chaque fois que l'interprétation des événements acridiens sur le terrain est trop complexe, nous recourons à l'utilisation de cages disposées soit sur le terrain, soit en insectarium, de façon à décrire certains aspects de la nutrition du criquet migrateur autrement impossibles à étudier. Les essais en conditions semi-naturelles sont discutés en fonction de leur signification écologique.

I. METHODE DE DETERMINATION DU REGIME ALIMENTAIRE DANS LA NATURE.

A. GENERALITES.

Il est connu depuis longtemps que le criquet migrateur en phase solitaire est assez exigeant du point de vue alimentaire. Il l'est beaucoup moins à l'état grégaire. Au laboratoire, SINOIR (1969) a montré que *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) manifeste une préférence importante pour les Angiospermes monocotylédones, comme les Graminées, les Cypéracées et les Joncacées. Il délaisse la plupart des Ptéridophytes, les Gymnospermes et les Angiospermes dicotylédones à l'exception de quelques Chenopodiacees, Crucifères et Composées. Dans la nature, le criquet migrateur se trouve devant un grand choix de plantes, mais il est établi qu'il montre des préférences même en phase grégaire. Ainsi, FRAPPA (1948) insiste sur les dégâts très importants causés sur les semis et sur les graminées cultivées en période de fructification. DUHART (1951) rapporte de nombreuses observations relatives au criquet migrateur africain : les graminées de brousse les plus consommées sont *Echinochloa* sp. et des Andropogonées. Parmi les plantes cultivées, le riz, le maïs, le mil sont bien acceptés. Le coton, le bananier, l'ananas et le sisal ne sont attaqués qu'en fin d'hivernage (1) quand les graminées sauvages sont desséchées. A Madagascar, le problème du régime alimentaire est compliqué par le fait qu'un grand nombre de Monocotylédones, toutes susceptibles d'être consommées, sont présentes simultanément. Aussi est-il important de connaître les préférences de l'insecte pour estimer les dégâts potentiels qu'il peut provoquer, soit dans les pâturages, soit dans les cultures.

De très nombreuses méthodes d'étude du régime alimentaire des criquets ont été proposées dans le passé (ISELY, 1944. WILLIAMS, 1954. THORSTEINSON, 1960. GANGWERE 1961. JERMY, 1966. LE BERRE, 1963, 1973. MULKERN, 1967. DAJOZ, 1970). Nous en examinerons seulement quelques unes. La plus simple sur le plan matériel consiste à observer les prises de nourriture sur le terrain et à noter

(1) Le terme hivernage désigne la saison des pluies dans la conception africaine traditionnelle.

les espèces végétales ingérées. ANDERSON (1964) procède ainsi pour établir le régime alimentaire de quelques acridiens au Tanganyika (Tanzanie). *A priori* intéressante, elle se révèle en pratique longue et aléatoire (GANGWERE, 1961).

Les essais alimentaires en insectarium ne donnent qu'une idée approximative du régime réel, même si les criquets et la végétation proviennent du terrain et si les facteurs abiotiques (lumière, température, humidité de l'air) sont d'origine naturelle. En effet, l'environnement et l'insecte lui-même sont perturbés. Aussi, les résultats doivent-ils être discutés par rapport à ce qui se passe dans la nature par exemple, pour séparer le rôle alimentaire du rôle de perchoir ou de refuge (abri) de certaines graminées.

L'identification des débris végétaux contenus dans le jabot avec une loupe binoculaire (PORAS, 1971) est une méthode plus objective. Mais elle ne peut être utilisée que pour des combinaisons graminéennes simples, car de nombreux types de structures cellulaires ne sont pas visibles avec ce moyen optique.

LEFEUVRE et ses collaborateurs (1973) ont employé avec succès le microscope électronique à balayage pour observer les spicules siliceux de formes souvent spécifiques. Cette méthode est théoriquement très précise, mais en pratique, la sécurité d'identification n'est pas absolue, car un très petit nombre de critères, sujets à variations, sont considérés. De plus, elle est longue et coûteuse, et par conséquent difficile à préconiser dans des recherches écologiques de terrain en pays tropicaux.

Pour notre part, nous reprenons le principe de l'examen du contenu du tube digestif, méthode particulièrement employée pour les oiseaux (analyse des pelotes de régurgitation des rapaces, étude du régime alimentaire de la pie en Camargue par BIGOT, 1966) et pour les poissons carnivores, comme le brochet (FORST, 1954). Elle est utilisée par HUMMELEN et GILLON (1968) pour établir le régime des acridiens de savane en Côte d'Ivoire, par PORAS (1971) au Mali et ANDRIANASOLO (1972) à Madagascar sur le criquet migrateur.

Des essais préliminaires nous ont permis de constater que la précision d'identification est la même si nous examinons le contenu du jabot ou les fèces. En conséquence, toutes les études ultérieures sont effectuées sur des fèces. La vie des criquets capturés dans la nature et mis en élevage est épargnée, ce qui est un élément important à considérer.

La technique d'identification des débris végétaux constituant les fèces est décrite pour les principales graminées du Sud-Ouest Malgache, mais les principes de la clé de reconnaissance que nous avons mise au point, peuvent être repris pour des études similaires en Afrique (OHABUIKE, 1974).

B. DESCRIPTION DE LA METHODE

L'identification des débris graminéens contenus dans les fèces requiert trois opérations successives :

- constitution de spécimens de référence,
- prélèvement des fèces de criquets capturés dans la nature,
- examen et identification des débris contenus dans les fèces.

1. Constitution de spécimens de référence.

Pour identifier les débris végétaux constituant les fèces, il est nécessaire d'établir au préalable des préparations de référence à partir des espèces graminéennes (ou autres Monocotylédones) dont dispose l'acridien dans ses biotopes naturels.

Chaque plante est caractérisée par un certain nombre de critères macroscopiques et microscopiques permettant la reconnaissance de la nature des débris alimentaires. Pour chacune d'entre elles, nous procédons de la façon suivante :

- ingestion de la graminée par un criquet mis au jeûne depuis 24 heures au moins,

- examen de l'aspect microscopique des débris d'épiderme contenus dans les fèces,
- notation des modifications éventuelles dues à la digestion, en effectuant des montages de fragments d'épiderme (isolés à l'aide d'une aiguille montée) à partir des limbes de feuilles témoins non ingérées.

Il est nécessaire d'obtenir une collection de référence la plus complète possible, tant au point de vue du nombre d'espèces que des organes de la plante pouvant être consommés (feuille et inflorescence en particulier).

2. Technique de prélèvement des fèces.

Les criquets capturés dans la nature sont mis à jeûner, séparément ou en groupe selon le type d'étude envisagé. Au bout d'une à deux heures, les egestas résultant des récents repas sont recueillis. Après dessiccation à l'air libre, les fèces forment un matériel léger, peu encombrant et facile à conserver. Chaque fèces est examiné en totalité ; il constitue une unité commode pour les évaluations qualitatives et quantitatives du choix alimentaire.

3. Identification des débris alimentaires.

Etant donné les variations considérables des dimensions des cellules de l'épiderme des graminées en fonction des conditions de croissance dans des milieux très contrastés en climat semi-aride, nous considérons à la suite de PRAT (1932) que les caractères qualitatifs sont beaucoup plus fiables que les caractères quantitatifs à condition d'en étudier plusieurs simultanément.

Macroscopiquement, les fèces sont classés en fonction de leur taille, leur couleur et leur forme.

— **critère de taille** : une plante bien consommée, par exemple *Heteropogon contortus*, fournit des fèces dont la taille est sensiblement supérieure à celle des fèces constitués à partir d'une graminée moins appétitive telle que *Panicum pseudo-voeltzkowii*. Des différences de taille sont également observées en fonction du sexe, de l'état physiologique (replétion de l'abdomen à cause du développement des ovaires) et de la taille des individus.

— **critère de couleur** : après déshydratation, la couleur varie en fonction de l'espèce consommée. *Cynodon dactylon* donne des fèces vert clair, tandis qu'*Hyparrhenia rufa* les teinte en marron roux.

— **critère de forme** : avec *Cynodon dactylon*, les fèces sont gros, compacts et cylindriques, car l'insecte sectionne la plante en de courts fragments ; avec *Heteropogon contortus*, les fèces sont plus longs, fins et légèrement torsadés à cause de l'abondance des éléments ligneux.

On peut distinguer à l'œil, l'organe de la plante consommé après dissociation du fèces, quand il s'agit de fragments de tiges ou de feuilles par rapport aux inflorescences.

Microscopiquement, de nombreux caractères morphologiques différencient les graminées les unes des autres. Les critères d'identification les plus importants sont la forme, la taille et la densité des divers types cellulaires épidermiques ainsi que les ornementsations des glumes et des glumelles.

Pour faciliter la reconnaissance des caractéristiques cellulaires, nous procédons ainsi :

- passage des fèces dans un bain d'eau de javel afin de détruire les contenus organiques,
- rinçage à l'eau,

- montage des débris dans une goutte d'eau glycinée entre lame et lamelle,
- examen sous microscope photonique auquel on peut adapter un dispositif de prise de vue ou de dessin à la chambre claire,
- scellement des préparations avec du vernis incolore ou une résine assurant une conservation de plusieurs mois.

Nous n'avons pas jugé nécessaire de procéder à des colorations histologiques car la simplicité et la rapidité de la méthode d'identification sont essentielles pour qu'elles soient opérationnelles dans les conditions de travail sur le terrain. Avec de l'expérience, l'examen complet d'un égesta n'exige pas plus de cinq minutes.

C. MISE AU POINT D'UNE CLE D'IDENTIFICATION DES DEBRIS GRAMINEENS.

Après constitution des préparations de référence, nous procédons à une description détaillée des principales graminées consommées par le criquet migrateur à Madagascar. Les observations sont regroupées en annexe 1 avec les illustrations correspondantes. Pour rationaliser les critères de reconnaissance, nous proposons une clé d'identification des débris graminéens à partir des structures épidermiques des limbes. Les caractères des inflorescences (glumes et glumelles) ne sont pris en considération que dans des cas particuliers, car leur présence dans les fèces est limitée à certaines périodes de l'année ; de plus, elles sont beaucoup moins régulièrement consommées que les feuilles. Cette clé, établie avec l'aide d'un écobotaniste (DURANTON, 1974 c.p.), a seulement pour but de faciliter la reconnaissance des débris graminéens par les moyens les plus commodes. Sa simplicité d'emploi permet de penser qu'elle peut être adaptée à d'autres graminées sans difficultés.

Avant d'entreprendre la description de cette clé, nous rappellerons brièvement les caractères généraux de l'épiderme des graminées qui font appel à un vocabulaire particulier.

1. Caractères généraux de l'épiderme des graminées.

L'épiderme de toutes les graminées présente deux types de cellules classées par rapport à la taille : les cellules courtes et les cellules longues. Cinq types de différenciation cellulaires décrits par PRAT (1932) sont considérés ici car ils servent à la mise en place de la clé d'identification des débris graminéens. Les quatre premiers concernent essentiellement les cellules courtes, le dernier, les cellules longues.

— **Les cellules à silice** présentent des formes et des dispositions constantes spécifiques si elles sont courtes et différenciées précocément. La silice peut également apparaître tardivement dans des cellules déjà spécialisées comme les cellules longues ou les cellules exodermiques.

— **Les cellules subéreuses** se distinguent des autres cellules courtes par l'absence de silice et de prolongements saillants. Elles forment chacune une sorte de petit coffret imperméabilisé, à contours sensiblement parallélipipédiques.

— **Les cellules exodermiques** sont pourvues d'un prolongement saillant. Parmi les cellules à extrémités pointues (type aculéiforme), les grandes cellules à base ovoïde plus large que les cellules voisines et pourvues d'une expansion conique acérée sont appelées **aiguillons**. Les **crochets** sont de plus petites dimensions, à parois minces et de taille ne dépassant pas celle des cellules courtes voisines. Parmi les poils, on distingue les **poils unicellulaires** (avec ou sans garniture de cellules voisines) des **poils pluricellulaires**. Dans le premier cas, il faut citer les poils aculéiformes, à extrémité arrondie et à coussinet. Dans le second, certains poils sont coudés. L'aire de répartition des cellules exodermiques est très fixe et donc utile pour l'identification des espèces.

— **Les stomates** sont généralement constitués par 4 cellules. Ils occupent une position équivalente à celle d'une cellule courte ou d'un groupe de deux cellules courtes associées.

— Les cellules longues sont dites **bulliformes** si les parois sont dépourvues d'ondulations (paroi lisse) ou **engrenées** dans le cas contraire. Dans certains groupes taxonomiques, les cellules longues portent des expansions arrondies : ce sont des **papilles** si elles sont grosses et isolées, des **verrues** si elles sont de taille réduite (petites saillies de la cuticule) et nombreuses.

2. Clé d'identification des débris graminéens

La clé proposée permet l'identification de 34 graminées communes du Sud-Ouest Malgache à partir de la description des fragments d'épiderme contenus dans les fèces.

0. Espace entre deux nervures :

- petit 3±1 files de cellules 1
- moyen . . . 6±1 files de cellules 2
- grand . . . plus de 8 files de cellules 3

1. Proportion des cellules courtes par rapport aux cellules longues :

- inférieure à 40 % et parois cellulaires engrenées 1.1
- supérieure à 60 % et parois cellulaires engrenées 1.2

1.1. Rapport entre la longueur et la largeur des cellules longues

- égal à 4 1.1.1 *Eragrostis tenella*
- supérieur à 4 1.1.2

1.1.2. Cellules siliceuses de l'épiderme des nervures :

- en forme d'haltères 1.1.2.1
- en forme de nodules 1.1.2.2 *Panicum maximum*

1.1.2.1. Epines et soies :

- présence d'épines en aiguilles et en crochets, absence de soies :
1.1.2.1.1 *Aristida congesta barbicollis*
- absence d'épines mais présence de soies spatulées courtes :
1.1.2.1.2 *Chloris virgata*

1.2. Parois cellulaires et taille des cellules longues :

- parois rectilignes, longueur supérieure à 4 fois la largeur :
1.2.1 *Imperata cylindrica*
- parois ondulées, longueur supérieure à 4 fois la largeur :
1.2.2 *Loudetia filifolia*
- parois persillées, longueur égale à 4 fois la largeur :
1.2.3 *Sporobolus pyramidalis*

2. Proportion de cellules courtes par rapport aux cellules longues :

- inférieure à 40 % 2.1
- comprise entre 40 et 60 %, parois des cellules engrenées, longueur des cellules longues inférieure à 4 fois la largeur 2.2
Eragrostis ciliaris
- supérieure à 60 % 2.3

2.1. Parois et taille des cellules longues :

- parois rectilignes, longueur des cellules longues supérieure à 4 fois la largeur 2.1.1 *Saccharum officinarum*
- parois ondulées 2.1.2
- parois engrenées, longueur des cellules longues supérieure à 4 fois la largeur 2.1.3

2.1.2. Rapport entre la longueur et la largeur des cellules longues :

- inférieur à 4 2.1.2.1 *Pennisetum polystachyon*
- égal à 4 2.1.2.2 *Tragus berteronianus*
- supérieur à 4 2.1.2.3

- 2.1.2.3. Cellules siliceuses de l'épiderme des nervures :
 - en forme d'haltères 2.1.2.3.1 *Eragrostis capuronii*
 - en forme de nodules 2.1.2.3.2 *Rhynchelytrum repens*
- 2.1.3. Cellules siliceuses de l'épiderme des nervures :
 - en forme d'haltères 2.1.3.1
 - en forme d'haltères contractées et en nodules :
 - 2.1.3.2 *Eragrostis cylindriflora*
 - 2.1.3.1. Epines et soies :
 - pas d'épines et pas de soies . . 2.1.3.1.1 *Aristida adscensionis*
 - épines en crochets et en aiguillons 2.1.3.1.2
 - 2.1.3.1.2. Forme des soies :
 - soies longues et spatulées . . . 2.1.3.1.2.1 *Enneapogon cenchroïdes*
 - soies moyennement longues et spatulées :
 - 2.1.3.1.2.2 *Eragrostis poaeoïdes*
- 2.3. Parois et taille des cellules longues :
 - parois ondulées, longueur supérieure à 4 fois la largeur :
 - 2.3.1 *Panicum subalbidum*
 - parois engrénées 2.3.2
 - parois persillées, longueur supérieure à 4 fois la largeur :
 - 2.3.3 *Pogonarthria squarosa*
 - 2.3.2. Rapport entre la longueur et la largeur des cellules longues :
 - inférieur à 4 2.3.2.1 *Cynodon dactylon*
 - égal à 4 2.3.2.2 *Heteropogon contortus*
 - supérieur à 4 2.3.2.3
 - 2.3.2.3. Cellules siliceuses de l'épiderme des nervures :
 - en forme d'haltères plus ou moins contractées
 - 2.3.2.3.1 *Hyparrhenia rufa*
 - en forme d'osselets 2.3.2.3.2 *Dactyloctenium aegyptium*
- 3. Proportion des cellules courtes par rapport aux cellules longues :
 - inférieure à 40 % 3.1
 - comprise entre 40 et 60 % 3.2
 - supérieure à 60 % 3.3
- 3.1. Parois cellulaires et taille des cellules longues :
 - parois rectilignes, longueur inférieure à 4 fois la largeur :
 - 3.1.1 *Echinochloa colonum*
 - parois ondulées 3.1.2
 - parois persillées, longueur égale à 4 fois la largeur :
 - 3.1.3 *Panicum pseudovoeltzkowii*
 - 3.1.2. Rapport entre la longueur et la largeur des cellules longues :
 - inférieure à 4 3.1.2.1 *Digitaria bififormis*
 - supérieur à 4 3.1.2.2 *Cenchrus ciliaris*
- 3.2. Parois et taille des cellules longues :
 - parois ondulées, longueur supérieure à 4 fois la largeur
 - 3.2.1 *Cenchrus echinatus*
 - parois engrénées, longueur égale à 4 fois la largeur :
 - 3.2.2 *Paspalum commersonii*
- 3.3. Parois cellulaires et taille des cellules longues :
 - parois ondulées 3.3.1
 - parois engrénées, longueur supérieure à 4 fois la largeur :
 - 3.3.2
 - 3.3.1. Rapport entre la longueur et la largeur des cellules longues :
 - inférieure à 4 3.3.1.1 *Phragmites mauritanus*
 - très supérieur à 4 3.3.1.2 *Cenchrus biflorus*

3.3.2. Cellules siliceuses de l'épiderme des nervures :

- en forme d'osselets 3.3.2.1
 - en forme de nodules 3.3.2.2 *Tricholaena monachne*
- #### 3.3.2.1. Aiguillons :
- aiguillons sur nervures et épiderme 3.3.2.1.1 *Zea mays*
 - aiguillons sur nervures seulement 3.3.2.1.2 *Panicum mahafalensis*

Le tableau 1 montre le niveau d'identification des graminées pour faciliter l'usage de la clé de détermination des débris végétaux trouvés dans les fèces du criquet migrateur à Madagascar.

En dépit de la simplicité de cette clé, il faut rappeler que l'apprentissage est long, et qu'une grande habitude est nécessaire pour déterminer rapidement et avec sécurité les débris graminéens.

D. DISCUSSION

Le plus grand mérite de notre méthode (LAUNOIS-LUONG 1972 b, 1973 c) est son objectivité. En effet, à aucun moment, l'insecte n'est influencé dans son choix alimentaire autrement que par les informations qu'il reçoit du milieu ambiant. Elle est simple, parfaitement adaptée aux conditions de travail sur le terrain et ne nécessite pas de matériels délicats ou coûteux. Après entraînement, elle se révèle être rapide, précise et sûre, car la détermination des débris graminéens s'appuie sur de nombreux critères d'identification. Son domaine d'utilisation est très vaste, elle se prête aussi bien à des études qualitatives que quantitatives du régime alimentaire des criquets sauvages.

L'inconvénient majeur réside dans la constitution d'une collection d'épidermes de référence. Il est absolument indispensable d'accomplir ce travail sur les lieux même de l'étude pour tenir compte de la variabilité éventuelle des structures épidermiques des graminées (influence des conditions de croissance et de l'état phénologique).

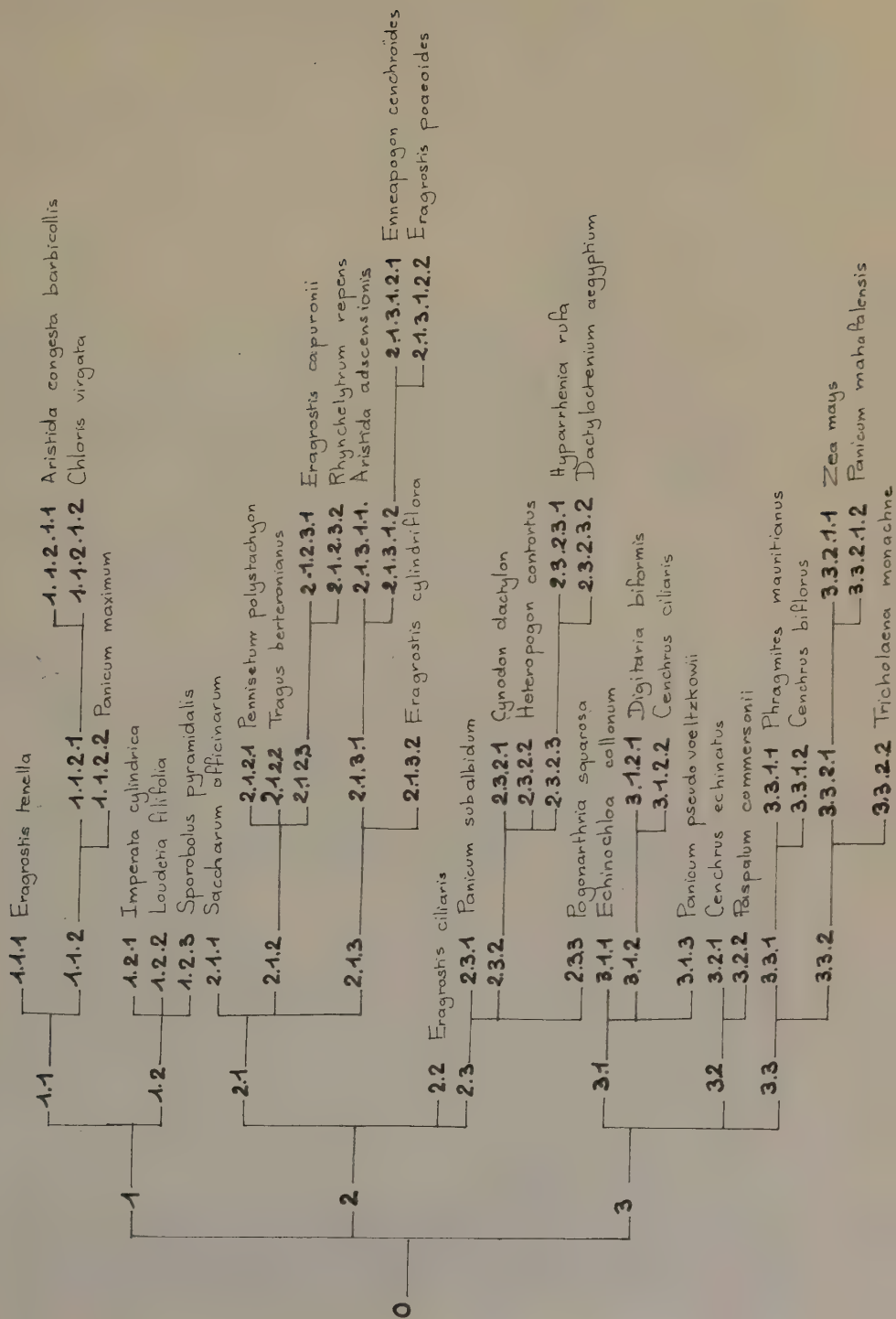
Il est toujours préférable de retenir les particularités de structure des éléments épidermiques, ainsi que le plan général de leur répartition, plutôt que d'utiliser des méthodes biométriques trop dépendantes des conditions de croissance des graminées pour garantir une diagnose sûre.

II. METHODES D'ETUDE DES PREFERENCES ALIMENTAIRES

Le principe de la mise en évidence des préférences alimentaires est le suivant : il s'agit de comparer le spectre des espèces graminéennes présentes dans le biotope occupé par le *Locusta* avec celles qui composent les fèces. Notre technique d'examen des egestas est alors associée à celle des relevés phénologiques de la végétation dans la nature. Des études en cage apportent des compléments d'information pour comparer les caractères d'appétence d'une graminée avec la consommation qu'en fait le criquet migrateur dans différentes conditions.

A. ETUDES DANS LA NATURE

Comme le régime du criquet migrateur subit dans les conditions naturelles d'importantes variations saisonnières, il importe de montrer si ces variations sont le simple reflet des modifications phénologiques du tapis végétal, ce qui implique une certaine passivité de la part de l'insecte, ou s'il y a un choix au moment de la prise de nourriture. Dans cette seconde éventualité, il convient de préciser les critères du choix.



1. Méthode de relevés phénologiques de la végétation.

Le principe de l'étude phytophénologique est de suivre l'évolution physiologique de la végétation au cours des saisons, et éventuellement de mettre en évidence les différences de comportement entre populations d'une même espèce végétale inféodées à divers biotopes. Nous exposons la méthode préconisée par DURANTON (1974 a) spécialement adaptée aux conditions de travail sur le terrain.

Les critères retenus sont les suivants :

- le recouvrement global général (+)
- le recouvrement basal général (+)
- le recouvrement global spécifique (+)
- la taille moyenne (.)
- la proportion de parties mortes (+)
- l'état de turgescence (—)
- l'état de fructification (—)
- l'état de floraison (—)
- l'état de feuillaison (—)
- l'abondance des repousses (=)
- l'abondance des germinations (=)
- la proportion d'individus stériles (+)

Pour ces différents types de caractères, les notations sont les suivantes :

catégorie (+) : les évaluations sont fournies en pourcentages regroupés par classes lors de l'analyse.

catégorie (.) : les mesures sont exprimées en centimètres.

catégorie (—) : quatre cas sont indiqués : absence, début, acmé, fin. Pour tenir compte de la variabilité individuelle, toutes les observations sont notées en indiquant les cas dominants.

catégorie (=) : il s'agit d'un indice d'abondance variant de 0 à 3. L'aspect qualitatif du phénomène est ici plus important que l'aspect quantitatif.

Les informations concernant la hauteur sont utilisées avec beaucoup de prudence malgré les apparences objectives que ce caractère semble revêtir. En effet, l'observation est délicate à réaliser sur le terrain. Elle est de plus sujette à des causes de variations accidentelles nombreuses. Ce caractère fournit cependant un élément d'approche de la production primaire lorsqu'il est associé au recouvrement spécifique.

Le choix de la périodicité des observations dépend d'un certain nombre de facteurs : ensemble des caractères choisis, coût d'obtention des résultats, sécurité des observations, rythme socio-biologique des activités humaines. Dans nos conditions de travail, une observation par semaine est la périodicité idéale en saison des pluies. En saison biologiquement sèche, l'intervalle entre deux observations consécutives est de quinze jours.

Pour chaque caractère, on s'efforce d'apprécier le comportement moyen de l'espèce sans toutefois négliger l'amplitude de la variabilité individuelle. En effet, ces deux aspects du comportement de l'espèce dans un biotope permettent de préciser le tempérament de celle-ci et l'incidence des conditions écologiques locales.

Cette méthodologie, extrêmement simple, est cependant fort résolutive puisqu'elle permet de mettre en évidence les particularités du cycle biologique des espèces étudiées. En prenant les précautions d'usage, il est possible de préciser l'amplitude interannuelle des variations structurales et comportementales des groupements herbacés.

2. Description des sites d'étude.

Dans le Sud-Ouest de Madagascar, les qualités d'un biotope varient tout au long de l'année selon une périodicité généralement saisonnière, en relation avec les conditions climatiques. L'amplitude et les modalités de ses fluctuations font partie intégrante

de chaque type d'environnement. Chaque année, du fait essentiellement de l'irrégularité de la pluviosité, il se développe une mosaïque spatio-temporelle particulière dont le criquet migrateur tire profit pour survivre. Afin de préciser les conditions de milieu qui conduisent l'acridien à exploiter le tapis végétal du point de vue alimentaire, trois biotopes sont suivis simultanément dans des régions naturelles fréquentées habituellement par le criquet migrateur : le plateau de Betioky et le plateau Mahafaly.

Sur le plateau de Betioky, deux milieux complexes sont retenus : un fourré clair à *Acacia farnesiana* et une prairie à *Cynodon dactylon*. Ils sont proches l'un de l'autre et soumis au même mésoclimat. Sur le plateau Mahafaly, il s'agit d'une savane à *Heteropogon contortus* que l'on peut considérer comme un habitat plus homogène. Dans la mesure du possible, les principaux facteurs agissant sur le comportement de prise de nourriture sont décrits.

a. Le fourré à *Acacia farnesiana*.

Le fourré à *Acacia f.* (figure 1) a fait l'objet de plusieurs descriptions physionomiques (DURANTON, 1972 a — LAUNOIS-LUONG, 1973 a). La zone de pré-bois à *Acacia f.* très rudéralisée, occupe la partie médiane de la cuvette d'Antsokoaky. L'humidité édaphique est en partie drainée par un oued qui coule en direction nord-ouest en saison des pluies. En dehors de quelques endroits particulièrement humides où sont aménagés des points d'eau temporaires, le substrat est typiquement mésotrophe. La principale caractéristique de ce biotope est sa plasticité physionomique liée aux pratiques culturales et pastorales traditionnelles du pays. Les groupements végétaux qui s'y développent appartiennent pour la plupart au *Rhynchelytretum repensae* (DURANTON 1972 a).

Les principales caractéristiques du tapis graminéen sont les suivantes :

- les groupements végétaux ont une forte proportion d'espèces rudérales (5 espèces sur 10),
- la moitié des espèces sont des thérophytes. Toutes les espèces rudérales en font partie,

— quatre types principaux de cycles phénologiques sont distingués :

- cycles tardifs d'espèces vivaces : *Hyparrhenia rufa*,
- cycles précoces dépendant des conditions météorologiques des espèces vivaces : *Eragrostis cylindriflora*,
- cycles plus ou moins longs d'espèces annuelles : *Digitaria biformis*, *Chloris virgata*, *Eragrostis tenella*,
- cycles courts d'espèces annuelles : *Rhynchelytrum repens*.

Les conditions météorologiques de la saison chaude 1972-73, marquées par un déficit pluviométrique de l'ordre de 150 mm, modifient l'évolution phénologique des graminées dans le sens suivant :

- raccourcissement des cycles biologiques en raison de l'installation tardive des pluies et de leur arrêt précoce,
- faible participation des populations à la phase reproductive,
- production primaire réduite.

En fonction du tempérament des espèces, ces réactions sont plus ou moins accusées.

b. La prairie à *Cynodon dactylon*.

Sur le plateau de Bétioaky, les abords des points d'affleurement des nappes phréatiques sont généralement colonisés par des auréoles de *Cynodon dactylon* implantées dans les endroits caractérisés par des variations importantes de l'humidité édaphique. Leur composition floristique les rapproche du *Pycnethum polystachyae* (DURANTON, 1972 a). La prairie à *Cynodon d.* cartographiée (figure 2) est le représentant le plus caractéristique de ce type de formation tropophile sur la station d'Antsokoaky.

Figure 1. Carte écobotanique du fourré à *Acacia farnesiana* d'après DURANTON (1972 cp)



+ Fruticée d'Acacia f.

— 10m

— Friches et groupements herbeux

|||| Cultures

---- Pistes

● Points d'eau

Ah. Arachis hypogaea

Cd. Cynodon dactylon

Cv. Crotalaria retusa

Db. Digitaria biformis

Ec. Eragrostis cylindriiflora

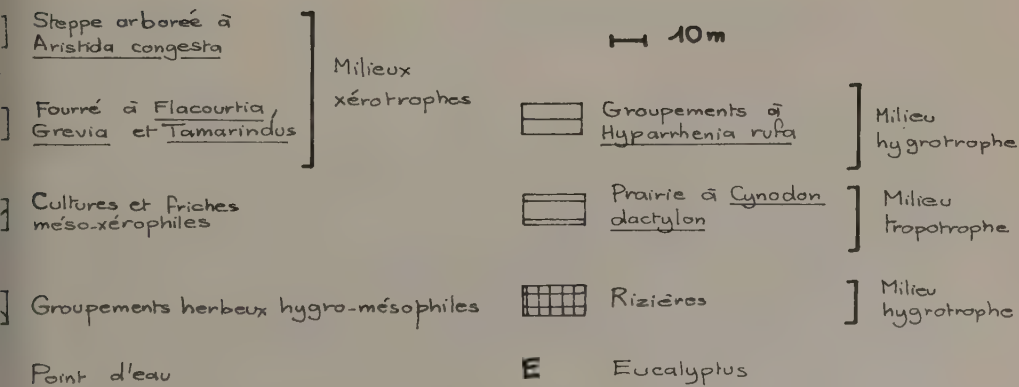
Hc. Heteropogon contortus

Hr. Hyparrhenia rufa

Mu. Manihot utilissima

Dv. Cultures variées (Maïs...)

Figure 2. Carte écobotanique de la prairie à *Cynodon dactylon* d'après DURANTON (1972 cp)



En juin 1973, plus d'un tiers de la surface du biotope fut mis à feu, ce qui a brutalement interrompu les observations.

A la suite de la campagne de relevés phyto-phénologiques, les faits suivants sont apparus :

- il n'y a pas d'espèces typiquement rudérales dans ce groupement,
- les espèces vivaces sont nettement dominantes ; les espèces annuelles montrent une forte tendance à la pérennité,

- il existe plusieurs types de cycles phénologiques :

- chez les espèces pérennes :

- cycle très étalé : *Cynodon dactylon*,

- cycle précoce long : *Eragrostis atrovirens*, *Panicum pseudovoeltzkowii*,

- cycle court, car plus ou moins perturbé par le manque d'eau : *Axonopus compressus*, *Andropogon eucomus*,

- chez les espèces annuelles :

- cycle très étalé : *Eragrostis tenella*,

- cycle long : *Digitaria deflexa*,

- cycle long et tardif : *Eriochloa nubicà*,

Excepté *Andropogon e.* et *Axonopus c.* qui sont des graminées typiquement hygrophiles, toutes les autres espèces ont réagi moins nettement aux conditions météorologiques de la saison des pluies 1972-73 que celles du fourré à *Acacia f.* Cette différence est due aux apports hydriques d'origine phréatique dont dépend d'ailleurs l'existence de la prairie à *Cynodon d.*

c. La savane à *Heteropogon contortus*.

La station de Tranombaza, représentée dans la figure 3, fait partie des clairières typiques qui occupaient à l'origine le fond des vallées d'un réseau hydrographique fossile. Le sol profond, argilo-sableux, y est généralement couvert de savanes et de steppes où *Heteropogon c.* et plus rarement *Hyparrhenia r.* dominant. Ces clairières sont traditionnellement vouées au pâturage. Pendant la saison des pluies, la situation topographique et la nature du sol assurent le maintien d'une certaine humidité édaphique qui permet le développement d'importants groupements herbeux sous un climat semi-aride (moins de 400 mm de pluie par an). La composition floristique de ces groupements est très homogène, pauvre en espèces.

Le tapis végétal au tempérament mésoxérotrophe a très mal supporté les conséquences de la faible pluviosité de la saison chaude 1972-73. En effet, la production primaire ainsi que la phase reproductive des deux principales espèces sont fortement réduites, en particulier celle d'*Hyparrhenia r.* est presque escamotée.

3. Variations temporelles et spatiales des préférences alimentaires du criquet migrateur.

Les criquets sont capturés sur une surface beaucoup plus étendue que celle des relevés phénologiques proprement dits, mais toujours dans un milieu bien représentatif des études botaniques. La généralisation des observations phyto-phénologiques est vérifiée par sondages.

Sur le plateau de Betioky, les prélèvements d'imagos ont lieu toutes les deux semaines dans le fourré à *Acacia f.* et la prairie à *Cynodon d.* de novembre 1972 à mai 1973. Sur le plateau Mahafaly, les relevés sont hebdomadaires dans la savane à *Heteropogon c.*, d'août 1972 à juin 1973. La probabilité de capturer des imagos s'étant nourris ailleurs est faible car les déplacements sur longue distance se font surtout la nuit, et le transit digestif est rapide aux heures les plus chaudes de la journée.

De novembre à avril, les fèces de vingt individus (10 mâles et 10 femelles) sont étudiés à chaque prélèvement. Par contre, à partir de mai, les densités imaginaires étant très faibles (moins d'un ailé par hectare), les examens sont pratiqués sur un plus petit nombre de criquets.

Figure 3. Carte écobotanique de la savane à *Heteropogon contortus* d'après DURANTON (1972 cp)



bush (forêt épineuse)



Pelouse à *Panicum ps.*



Mosaïque



Savane à *Heteropogon contortus*

100m

piste



relief (cuesta)

L'espèce ou les espèces végétales entrant dans la composition des fèces sont identifiées et leur importance relative dans le cas des fèces mixtes est évaluée. Lorsque le criquet a consommé des inflorescences, on trouve des fragments de glumes, de glumelles ou de graines dans les fèces. S'il a ingéré des tiges et des feuilles, les débris d'épiderme et de faisceaux libéro-ligneux dominant. Les fragments non identifiés (végétaux ou animaux) sont regroupés en une seule classe. L'importance de chaque plante consommée est calculée en additionnant le nombre de fois où elle apparaît dans les fèces unispécifiques et en ajoutant sa participation relative à la constitution des fèces plurispécifiques.

B. ETUDES EN INSECTARIUM

S'il est relativement facile de mettre en évidence les préférences alimentaires en appliquant les méthodes déjà exposées, on ne peut pas toujours les expliquer de manière satisfaisante dans la nature. Les facteurs du choix ne sont pas seulement liés aux qualités phagostimulantes, ils sont aussi en rapport avec les problèmes d'accessibilité, de répartition spatiale, de l'aspect biologique de la plante. La motivation de l'insecte en relation avec son état physiologique intervient également. C'est pourquoi, des tests en insectarium, sur la base de combinaisons graminéennes plus simples, sont utiles pour comprendre l'importance relative des principaux facteurs agissant sur le régime alimentaire naturel.

1. Description sommaire de l'insectarium

La description complète de l'insectarium est donnée dans un travail précédent (LAUNOIS-LUONG, 1972 a). Nous rappelons seulement qu'il s'agit d'un bâtiment de dimensions assez vastes dont les sources de température, de ventilation, d'humidité de l'air et de lumière indirecte sont d'origine naturelle. Cependant, par suite d'une inertie thermique due aux matériaux et à un certain degré de confinement, les paramètres écologiques sont légèrement différents de ceux enregistrés dans un abri météorologique classique. Les enregistrements n'ont de toute façon qu'un rapport indirect avec les conditions réelles d'environnement du criquet.

Un exemple précis de «l'effet insectarium» est donné dans la figure 4 où l'évolution thermohydrrique moyenne durant les mois de janvier (saison chaude et humide) et de juillet (saison fraîche et sèche) est indiquée toutes les deux heures. L'une des courbes représente l'évolution journalière en insectarium, l'autre dans un abri météorologique placé à proximité et à 10 cm au-dessus du sol. L'insectarium subit les variations thermo-hydrriques de l'environnement en réduisant beaucoup les amplitudes. Pour les insectes, le milieu ambiant est donc moins contrasté que dans la nature. De plus, en juillet, les faibles températures sont proportionnellement plus atténuées en insectarium qu'au mois de janvier, mais les moyennes de température et d'humidité sont presque les mêmes que sous-abri.

2. Description des enceintes d'élevage.

Les enceintes d'élevage utilisées sont les mêmes que celles décrites ailleurs (LAUNOIS-LUONG, 1972 a). Leurs principales caractéristiques sont données dans la figure 5. Deux types de cage sont employés selon qu'il s'agit d'essais portant sur les aîlés ou sur les larves. Le nombre d'individus regroupés varie selon les tests. Lorsque les observations portent sur un couple d'adultes, nous utilisons une petite cage en bois de 9 litres environ. Dans le cas des larves, 10 individus nouveau-nés sont rassemblés dans une cage de type grand modèle (36 litres). Ces enceintes d'élevage sont disposées les unes à côté des autres en quinconce pour améliorer leur ventilation.

Figure 4. Comparaison de l'évolution thermohydrigue journalière (JANVIER : saison chaude et humide, et JUILLET : saison fraîche et sèche) en insectarium et sous abri météorologique placé à proximité à 10 cm du sol.

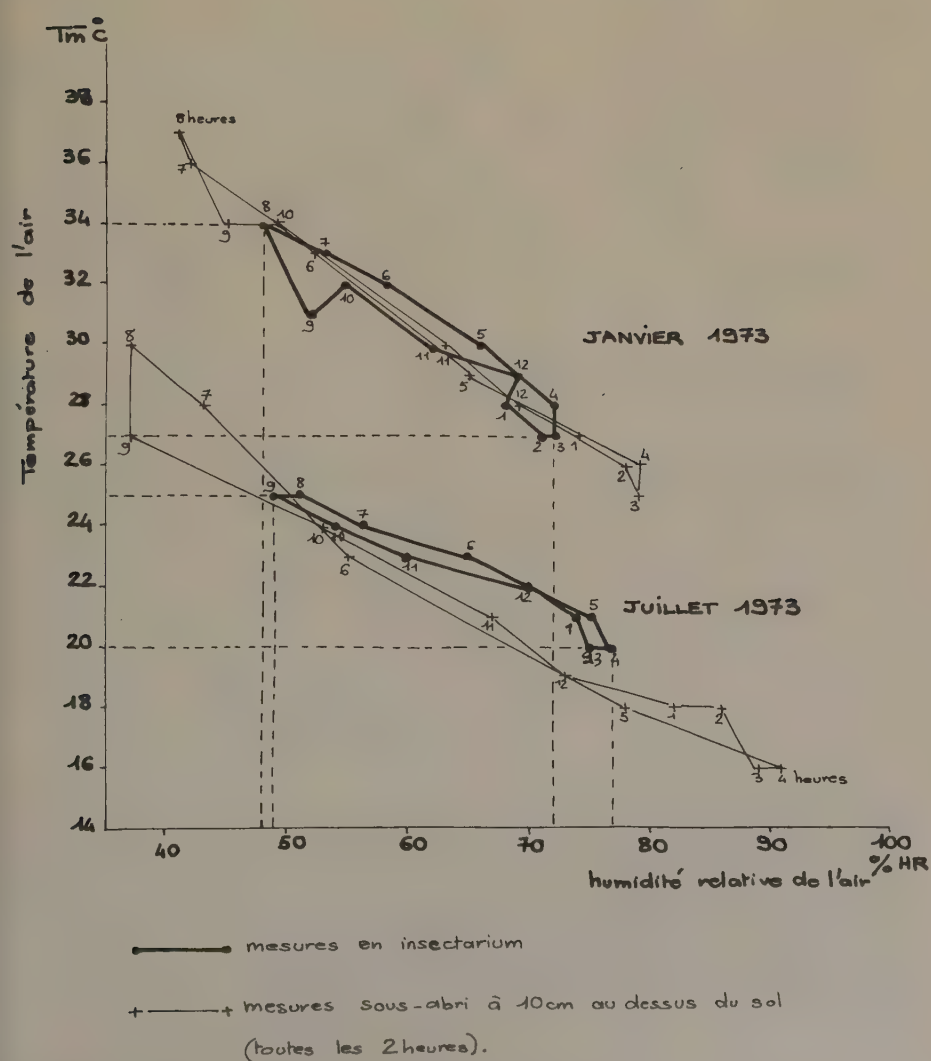
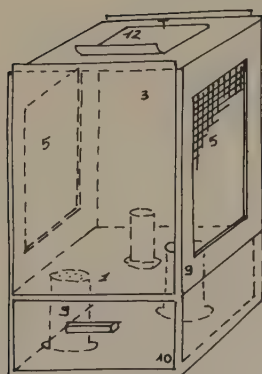


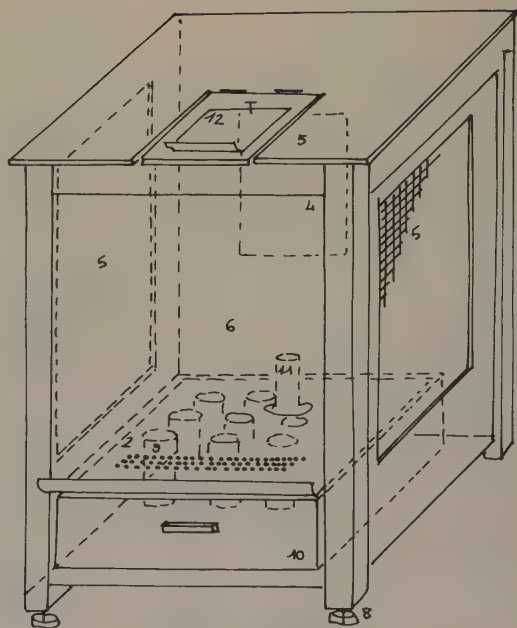
Figure 5. Modèles de cage d'élevage du criquet migrateur utilisée en insectarium.



PETIT MODÈLE

Volume approximatif
9 l.

10 cm



GRAND MODÈLE

Volume approximatif
36 l.

- 1: plancher en bois fixe
- 2: plancher en tôle amovible
- 3: plaque de verre coulissant en guillotine
- 4: plaque de verre fixe
- 5: fenêtre grillagée
- 6: paroi de bois
- 7: volet d'accès monté sur charnière
- 8: possibilité d'isoler la cage de la paille en remplissant les coupelles d'huile
(notamment utilisée contre fourmis, termites)
- 9: pondoir rempli de sable fluviat humidifié.
- 10: tiroir coulissant de récolte des cothèques
- 11: vase destiné à recevoir les bouquets de graminées
- 12: fiche d'observation

3. Protocole des essais et critères utilisés.

Pour étudier les préférences alimentaires, le criquet migrateur est mis en présence :

- d'une seule graminée,
- de deux graminées réunies en bouquet,
- ou d'un mélange plus complexe.

Les graminées sont groupées généralement en fonction de leur degré d'hygro-
trophie, suivant les associations végétales rencontrées par l'acridien dans la nature.
Aux espèces végétales particulièrement appréciées déduites de l'examen du contenu
des fèces des criquets sauvages, sont opposées des graminées apparemment délaissées.

Toutes les graminées proviennent directement de la nature et sont coupées une
à deux heures avant le début des essais. Elles sont conservées dans des sachets en
plastique pour limiter le flétrissement. Chaque espèce végétale est présentée en bou-
quet dans de petits vases plein d'eau aux emplacements des pondoirs. La position à
ras du plancher évite à l'insecte de grimper sur le récipient avant d'atteindre la plante.
Sauf indication contraire, toutes les graminées testées sont bien turgescentes et en
floraison.

Les imagos mis en expérience sont également issus de la nature. Ils sont prélevés
la veille, et mis en observation pour éliminer ceux qui ont été traumatisés par la cap-
ture. Jusqu'au moment des expériences, les criquets sont nourris avec des graminées
différentes de celles qui seront testées ensuite. Le détail des essais est décrit au mo-
ment de l'exposé des résultats. Les principaux critères utilisés pour apprécier l'importan-
ce des préférences sont les suivants :

- fréquence de prise de nourriture (les durées de chaque prise de nourriture
n'ont pas été systématiquement consignées),
- la proportion de chacune des graminées consommées d'après leur abondance
relative dans les fèces,
- le poids des fèces (après dessiccation) recueillis toutes les 24 heures.

III. METHODES D'ETUDE DE L'INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR LA PHYSIOLOGIE DU CRIQUET MIGRATEUR

L'étude de l'influence de l'alimentation sur la physiologie du criquet migrateur
dans la nature est particulièrement difficile à réaliser. Les modifications qualitatives
et quantitatives du tapis végétal vont souvent de paire avec l'évolution d'autres fac-
teurs du milieu, ce qui explique que le criquet migrateur réagisse à l'ensemble de son
environnement et non pas à un seul facteur. Il est donc nécessaire de recourir à des
élevages pour mettre en évidence plus nettement les effets imputables à l'alimentation.
Nous avons procédé à deux types d'élevage : l'un en insectarium, l'autre en cages dis-
posées sur le terrain. Dans la mesure du possible, les observations effectuées selon ces
deux protocoles sont contemporaines. Nous avons néanmoins effectué des études dans
la nature dans des situations écologiquement bien définies.

A. ETUDES DANS LA NATURE

L'étude de l'influence de l'alimentation dans la nature requiert l'exploitation de
situations particulières où les facteurs écologiques principaux (température et précipi-
tations) sont sensiblement identique alors que le couvert végétal diffère notablement.
Dans ces circonstances, on peut rapprocher les différences de développement des popu-
lations de la composition du tapis graminéen si les captures de criquets ont lieu simul-
tanément. Toutefois, la valeur alimentaire de la phytocénose pour le criquet migrateur
est étroitement liée aux effets conjugués de l'ensemble des éléments du microclimat

qui existe dans les formations (1).

Dans les conditions naturelles, deux critères biologiques sont suivis : la fécondité des femelles d'une part, le développement larvaire d'autre part. L'étude de la fécondité des reproductrices en liberté est effectuée en appliquant la méthode d'interprétation de l'état des ovaires mise au point par LAUNOIS (1972 a). Des captures d'imagos ont lieu simultanément dans différents biotopes de la plaine côtière mahafaly, et aussi à intervalles réguliers, pendant plusieurs mois consécutifs dans le fourré à *Acacia f.* et la prairie à *Cynodon d.* sur la station d'Antsokoaky du plateau de Bétioiky. Dans le cas des investigations de longue durée, le degré de stabilité des populations est pris en considération. Parallèlement, des relevés phytosociologiques et phytophénologiques sont effectués. La pluviométrie est aussi considérée, car elle a un rôle primordial sur la végétation et sur l'insecte en climat semi-aride.

Pour les larves, il est nécessaire de contrôler la validité des échantillonnages pour évaluer l'importance de la mortalité, ainsi que les temps de développement à chaque stade. LAUNOIS (1974 c) a procédé à des marquages, lâchers et recaptures de larves de différents stades pour calculer des coefficients de correction et rétablir une plus grande cohérence de la représentativité des prélèvements. Les sites d'étude sont les mêmes que ceux des ailés sur la station d'Antsokoaky.

B. ETUDES EN CAGES SUR LE TERRAIN

1. Description des cages d'élevage.

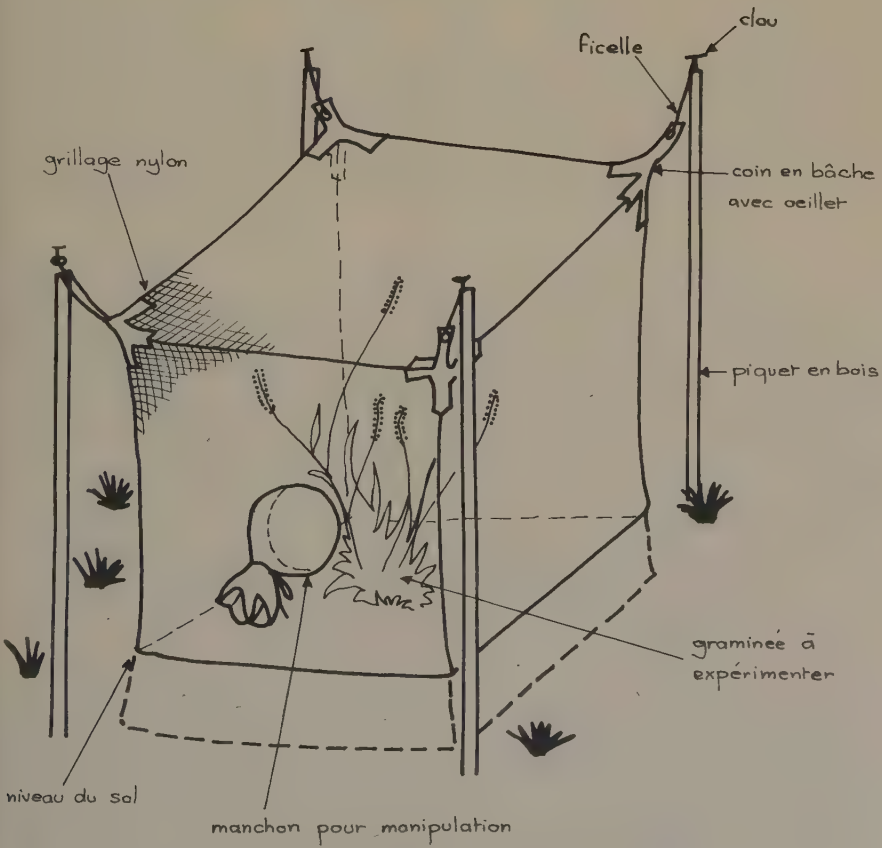
La cage est faite de grillage nylon de couleur verte et à mailles fines. Elle a pour dimensions : 60 x 50 x 50 cm (figure 6). La cage est sans fond, et les bords de ses parois sont enterrés à environ 10 cm de profondeur. Des coins renforcés en toile de bâche garnis d'oeillets métalliques, assurent la fixation à des piquets en bois. L'ensemble se replie entièrement pour être facilement transportable. Chaque enceinte est placée sur une grande touffe de graminée qui sert d'abri et d'aliment à un couple de criquets adultes ou à des larves. Une ouverture, munie d'un manchon de toile, forme un sas de sécurité permettant d'effectuer quotidiennement l'examen des valves génitales des femelles sans risque de fuite. Ce nouveau type de cage ne perturbe pas la qualité physiologique de la plante expérimentée puisque celle-ci est présentée à l'état naturel et ne subit pas de flétrissement analogue à celui des graminées coupées et mises dans de l'eau. La texture du grillage nylon gêne peu l'effet des pluies ; la rosée se forme normalement à l'intérieur de la cage. Nous avons souvent constaté que les larves sauvages viennent se suspendre aux parois pour muer et que des ailés de passage s'en servent comme perchoir (1).

Une variante de cette cage consiste à mettre un fond de grillage à 10 cm du sol et muni en son centre de deux petits manchons en toile. L'un est destiné à entourer les touffes des graminées expérimentées, l'autre, le pondoir. De cette façon, il est facile de changer de graminée et de recueillir les oothèques.

(1) A la suite de LOUVEAUX (1972), LAUNOIS (1972 c.p.) a tenté des élevages sur des espaces limités en plein air, mais à la différence du premier auteur, le second n'a pas utilisé de parois artificielles. Les élevages sont réalisés sur des peuplements purs de graminées couvrant une superficie de 2 à 4 m² entourés par une bande de sol nu de 2 mètres de large, elle-même limitée en périphérie par un fossé large et profond à parois verticales. Il a été ainsi possible de suivre un développement larvaire complet sur *Cenchrus ciliaris* en dépit des attaques de lézards très actifs. Ce principe peut être repris à l'avenir car le développement larvaire se fait sans « effet de cage ». Des substances odorantes répulsives, rémanentes et non toxiques peuvent être répandues dans le fossé pour éviter toute fuite.

(2) Les criquets en cage modifient très rapidement leur comportement par rapport à leurs congénères en liberté. Les premiers jours qui suivent la capture, ils effectuent un saut d'évitement à l'approche de l'observateur. Ensuite, ils ont plutôt tendance à se laisser tomber dans la végétation pour s'y dissimuler. Cette capacité d'apprentissage explique les différences de comportement d'envol et d'atterrissage observées chez des populations imaginales ayant vécu dans des formations végétales variées.

Figure 6. Modèle de cage d'élevage du criquet migrateur utilisée sur le terrain.



Dimensions : 50 x 50 x 60 cm
(10 cm enfoncé dans le sol)

2. Critères utilisés.

Les observations quotidiennes sont de plusieurs types selon qu'il s'agit d'ailés, d'œufs ou de larves.

Pour les imagos, la longévité, le délai de ponte (quand l'âge des ailés est connu), le rythme de ponte (établi par l'apparition de la matière spumeuse sur les valves et les palpations abdominales, LAUNOIS 1972 a.) ainsi que le nombre de pontes, sont consignés. Si l'on veut connaître avec certitude le nombre d'œufs produits à chaque ponte sans perturber l'environnement des oothèques, les femelles doivent être sacrifiées peu de temps après la troisième ponte. Nous avons aussi suivi l'évolution de la descendance des couples jusqu'à l'état ailé pour avoir une indication du taux de multiplication. Lorsqu'une touffe d'herbe est entièrement consommée, la cage est déplacée au dessus d'une autre touffe préalablement implantée sur un sol identique à celui du premier emplacement.

Pour les œufs, seule la durée d'incubation est connue si les pontes sont régulièrement échelonnées dans le temps.

Pour les larves, nous introduisons 20 individus nouveau-nés dans chaque cage au début des essais. Le décompte quotidien des survivants se fait un peu avant le crépuscule, quand les larves sont au repos au sommet des graminées ou en haut du grillage. Les différents stades et la mortalité à l'intérieur de chacun d'eux sont notés au fur et à mesure du développement.

Il est quelquefois difficile d'apercevoir des larves dans les grandes touffes. De plus, les araignées et les fourmis sont des prédateurs très efficaces surtout pour les jeunes larves. Le cannibalisme est observé seulement dans les cages où l'effectif est élevé. Enfin, il faut souligner que le nombre de cages disponibles est limité, ce qui a réduit le nombre de répétition de certains essais.

C. ETUDES EN INSECTARIUM

Le contrôle du développement et de la croissance des criquets est plus rigoureux en insectarium qu'en cages sur le terrain, mais on doit remarquer d'emblée que le conditionnement est bien différent. Du fait de la plus grande homogénéité des conditions de milieu (pas d'insolation directe), les individus subissent plus étroitement l'environnement. De plus, l'«effet de cage» lié au confinement est doublé d'«un effet de groupe» résultant de la sensibilité des criquets en phase solitaire à la proximité de leurs congénères, même s'ils ne sont pas en contact les uns des autres. LAUNOIS (1974 a) a montré que l'augmentation des relations sensorielles interindividuelles pour les imagos entraîne une modification de la structure des organes reproducteurs de la descendance pour les deux sexes (variation du nombre d'ovarioles et du nombre de tubes séminifères). La sensibilité du criquet migrateur à la présence de congénères rend difficilement concevable une étude expérimentale de la phase solitaire type. Tout d'abord, il n'est pas toujours possible de juger du degré de solitarisation d'un individu, car les critères pris en considération sur les plans éthologique, morphologique, anatomique, physiologique et pigmentaire... peuvent évoluer dans des sens différents selon le conditionnement subi. Ensuite, les populations se rapprochant du type solitaire sont toujours hétérogènes, et c'est là une caractéristique fondamentale de cette phase. Il est donc nécessaire d'étudier simultanément un grand nombre d'insectes pour dégager les tendances des sous-groupes, condition inconciliable sur le plan matériel avec la nécessité de maintenir l'insecte complètement isolé. En réalité, il est incontestable que nous ne pouvons étudier que des criquets de tendance solitaire, subissant un léger effet de groupement. Nous aurons d'ailleurs l'occasion de montrer que le choc psycho-physiologique pourrait avoir des conséquences beaucoup plus graves si la densité des élevages était plus forte. Cette réserve faite, les conditions expérimentales se sont révélées être favorables à la mise en évidence de l'effet des différents régimes alimentaires étudiés.

1. Conditions d'étude.

Les élevages d'imagos et de larves ont lieu en insectarium à la Station de Recherches Acridiennes de Bétioky, à proximité des biotopes naturels du *Locusta*.

Les cages d'élevage sont les mêmes que celles utilisées pour les tests de préférence alimentaire. Les imagos sont élevés par couple dans des enceintes «petit modèle». Les larves nouveau-nées sont toujours regroupées par 10 au départ dans une cage «grand modèle».

2. Protocole des essais et critères utilisés.

Les expériences portent sur des insectes de type solitaire capturés sur le terrain. Les graminées dont ils se nourrissent sont prélevées quotidiennement sur les sites d'origine du *Locusta*.

L'influence du régime alimentaire sur la physiologie du criquet migrateur est étudiée sur les imagos, les œufs et les larves. Pour chacun de ces trois stades biologiques, le protocole d'essais diffère sensiblement.

a. Imago.

Les graminées sont expérimentées en régime monophage et en régime mixte pour schématiser des changements de régime alimentaire au cours de la vie imaginale lors du déplacement des ailés d'une région naturelle à une autre dans le Sud-Ouest de l'Île. Dans la mesure du possible, toutes les séries expérimentales devant être comparées entre elles sont synchronisées. Les observations effectuées sont les suivantes :

Pour tous les individus :

- évolution pondérale,
- longévité,
- comportement particulier (cannibalisme, dépôt des œufs sans forage préalable...),
- poids des fèces produits en 24 heures.

En plus, pour les femelles :

- délai de ponte (nombre de jours s'écoulant entre la mue imaginale et le dépôt de la première oothèque),
- rythme de ponte (nombre de jours séparant deux pontes successives),
- nombre de pontes,
- nombre d'œufs par ponte,
- fécondité totale,
- type de fonctionnement ovarien (examen à la mort de la reproductrice).

Ces différents critères ne sont pas tous suivis à chaque expérience. Les caractéristiques de chacune d'elles seront exposées avant l'énoncé des résultats.

b. Œuf.

L'absence d'incubateur rend impossible l'homogénéisation des conditions de développement embryonnaire ce qui a gêné la mise en évidence de l'influence du régime alimentaire des parents sur la viabilité des œufs. Aussi, les oothèques sont recueillies et mises à incuber dans des pondoires en insectarium. Le sable est réhumidifié de temps en temps. Dans ces conditions, nous avons pu obtenir une idée de la durée d'incubation, de la fertilité et des causes d'arrêt de développement ou de destruction embryonnaire puisqu'en principe, les éléments du milieu ont agi de la même façon sur les différentes séries expérimentales contemporaines les unes des autres.

Les graminées sont expérimentées en régime simple et en régime mixte. Les combinaisons sont choisies parmi celles qui sont les mieux représentées dans l'aire d'habitat du criquet migrateur, surtout dans les sites de ponte où a lieu la plus grande partie du développement larvaire. Dans les régimes mixtes, les deux plantes sont offertes simultanément ou successivement selon la situation que l'on veut reproduire. En effet, l'évolution phénologique des graminées ou le déplacement des larves âgées entraînent souvent un changement de régime alimentaire. En régime simple, la valeur nutritive des feuilles et des inflorescences est étudiée séparément pour quelques graminées car ces organes sont différemment consommés par les larves. L'étude de la valeur nutritive des chaumes est également entreprise. Ce stade phénologique est très important pendant plusieurs mois de l'année, surtout pour les larves solitaires dont les capacités de dispersion sont réduites (DESCAMPS 1961 b). Les graminées sont disposées près d'une paroi grillagée vers la lumière naturelle. Chaque jour, le nombre de larves survivantes, le stade atteint par chacune d'elles, ainsi que le cannibalisme possible, sont notés. Les ailés qui en résultent sont pesés dès la mue imaginale. Aucune étude spéciale n'est faite pour différencier les effets de l'alimentation en fonction du sexe des larves.

CHAPITRE II

CARACTERES DE L'ALIMENTATION

Les caractères de l'alimentation sont étudiés dans la nature et en insectarium. Dans une première approche, nous tentons de définir le régime alimentaire des imagos en fonction du biotope, c'est-à-dire par rapport aux caractéristiques du milieu et plus particulièrement du tapis végétal. Cette étude, effectuée dans trois milieux différents : un fourré à *Acacia farnesiana*, une prairie à *Cynodon dactylon* et une savane à *Heteropogon contortus*, nous a conduit à distinguer l'influence du biotope, du sexe et de l'état physiologique des femelles. Ces premières données sont complétées par une étude plus précise concernant la relation entre l'état phénologique des graminées présentes dans un biotope, et le régime alimentaire du criquet migrateur. De plus, différentes expériences sont réalisées en insectarium pour vérifier et expliciter certaines des observations ou conclusions issues des études dans la nature.

I. CARACTERES DE L'ALIMENTATION DANS LA NATURE

L'étude du régime alimentaire des imagos est effectuée en trois étapes :

- étude préliminaire dans la nature pour mettre en évidence les différences du régime alimentaire du criquet migrateur en fonction des biotopes,
- étude temporelle des variations du régime alimentaire en relation avec l'évolution phénologique des graminées,
- étude expérimentale en insectarium.

L'ensemble de ces observations sera discuté afin de dégager les principaux facteurs influant sur le choix alimentaire des imagos, et de délimiter les conditions dans lesquelles l'insecte intervient activement.

A. ETUDE PRELIMINAIRE

Dans trois biotopes, des captures d'ailés sont effectuées à cinq reprises au cours du mois de février 1972 (acmé de la saison des pluies). A chaque prélèvement, 20 fèces sont pris au hasard, 10 provenant des mâles et 10 des femelles. Au total, 100 fèces sont examinés pour chaque biotope.

1. Le fourré à *Acacia farnesiana*.

a. Influence du biotope.

Dans le tableau 2, nous représentons la composition des fèces du criquet migrateur mâle et femelle dans le fourré à *Acacia f.* en distinguant les fèces monospécifiques (formé d'une seule graminée) et les fèces plurispécifiques (au moins deux graminées). La comparaison de l'importance relative des graminées consommées avec l'abondance de celles-ci sur le terrain (exprimée en % de recouvrement) nous permet de juger si le criquet migrateur manifeste ou non des préférences.

Parmi les fèces examinés, 85 % sont monospécifiques et 15 % bispécifiques. Quatre graminées ont une place prépondérante dans le régime alimentaire de l'acridien. Il s'agit de : *Eragrostis c.*, *Cynodon d.*, *Aristida c.b.* et *Heteropogon c.* Elles sont présentes dans 85 % des fèces : seules (70 %), associées entre elles (8 %) ou à une autre graminée (7 %).

Tableau 2. Régime alimentaire du criquet migrateur dans le fourré à *Acacia f.* et importance relative des graminées présentes (février 1972).

	Composition des fèces exprimée en % de présence			Importance relative des graminées sur le terrain exprimée en % de recouvrement
	Mâles sur 50 f.	Femelles sur 50 f.	Total sur 100 f.	
Fèces monospécifiques :				
Eragrostis c.	10	10	20	40
Cynodon d.	5	15	20	10
Aristida c.b.	9	7	16	5
Heteropogon c.	9	5	14	20
Hyparrhenia r.	3	3	6	5
Eragrostis t.	2	1	3	3
Panicum s.	1	1	2	0
G. inconnue	1	1	2	0
Panicum p.	1	0	1	10
Sporobolus p.	1	0	1	1
Divers	0	0	0	6

Fèces bispécifiques :

<i>Era c. + Hypa r.</i>	4	0	4
<i>Era c. + Cyno d.</i>	0	2	2
<i>Era c. + Hetero c.</i>	0	1	1
<i>Era c. + Ari c.b.</i>	1	1	2
	7	8	15
<i>Cyno d. + Hetero c.</i>	1	1	2
<i>Cyno d. + Ari c.b.</i>	1	0	1
<i>Cyno d. + Pani p.</i>	0	1	1
<i>Cyno d. + Hypa r.</i>	0	1	1
<i>Hypa r. + Hetero c.</i>	0	1	1

L'importance relative des graminées sur le terrain diffère sensiblement de leur taux de présence dans les fèces. La consommation d'*Eragrostis c.* et de *Cynodon d.* par le criquet migrateur est la même, alors qu'*Eragrostis c.* forme 40 % de recouvrement sur le terrain et *Cynodon d.* 10 % seulement. De même, *Aristida c.b.*, espèce peu représentée dans le fourré à *Acacia f.* occupe une place aussi importante qu'*Heteropogon c.*, quatre fois plus abondant.

Les cinq autres graminées trouvées dans les fèces monospécifiques sont rares et peu consommées. Deux exceptions méritent d'être signalées : *Panicum p.* est systématiquement délaissé par l'acridien malgré un recouvrement de 10 %. Inversement, *Panicum s.* non représenté dans le fourré à *Acacia f.* a été trouvé dans les egestas. Les espèces graminéennes rares ne sont pas présentes dans le régime alimentaire du criquet.

Locusta migratoria capito manifeste donc un choix alimentaire dans la nature, fait que PORAS (1971) a déjà signalé pour le criquet migrateur africain au Mali.

L'influence du sexe sur le régime est faible. Il semble cependant que les mâles préfèrent les graminées méso-xérophiles (*Heteropogon c.* et *Aristida c.b.*), tandis que les femelles ingèrent en plus grande quantité les espèces de friches ou de jachères des zones méso-hygrotrophes (*Cynodon d.* et *Eragrostis c.*).

b. Influence de l'état physiologique des femelles.

Dans des biotopes complexes, il est vérifié que les femelles du criquet migrateur ne colonisent pas dans les mêmes proportions les divers milieux selon qu'elles sont en état de vitellogenèse ou prêtes à pondre (LAUNOIS 1972). Chaque catégorie de reproductrices dispose de ce fait d'un mélange graminéen différent ce qui modifie la composition de leur régime alimentaire. La question que nous nous posons est de savoir si l'état ovarien n'agit pas aussi directement sur le comportement de prise de nourriture, en modifiant les préférences alimentaires des reproductrices gravides par rapport à celles en interponcte.

Dans le fourré à *Acacia f.*, il est possible de capturer à la fois des femelles ovigères et des femelles en vitellogenèse en saison des pluies. Les résultats de l'examen de 50 fèces produits par 25 reproductrices de chaque état, sont indiqués dans le tableau 3.

Tableau 3. Comparaison du régime alimentaire des femelles ovigères et des femelles en vitellogenèse dans le fourré à *Acacia f.* (décembre 1971).

	Femelles ovigères	Femelles en vitellogenèse
Eragrostis c.	45 %	30 %
Cynodon d.	10 %	10 %
Heteropogon c.	45 %	45 %
Aristida c.b.	0 %	15 %

Les femelles ovigères consomment autant d'*Heteropogon c.* que d'*Eragrostis d.* Par contre, celles qui sont en vitellogenèse ingèrent plus d'*Heteropogon c.* que les autres graminées. Les reproductrices en vitellogenèse mangent en plus de l'*Aristida c.b.*

L'état des ovaires influe donc légèrement sur le comportement alimentaire des reproductrices : les femelles gravides se nourrissent de graminées mésophiles caractéristiques des friches et des jachères, tandis que les femelles en vitellogenèse s'attaquent davantage aux graminées méso-xérophiles.

Cette étude préliminaire nous amène à constater en outre, qu'*Heteropogon c.* est beaucoup plus consommé en décembre 1971 qu'en février 1972, ce qui traduit les effets d'une évolution de la valeur appétissante des graminées pendant le temps séparant ces deux observations. Ceci nous a incité à entreprendre l'année suivante, une étude particulière de l'influence de la phénologie des espèces végétales sur le régime alimentaire du criquet migrateur. Les résultats sont exposés plus loin.

2. La prairie à *Cynodon dactylon*.

Le régime alimentaire des ailés vivant sur la prairie à *Cynodon d.* est étudié dans des conditions similaires à celles du biotope précédent. Les résultats de l'examen des fèces sont rassemblés dans le tableau 4.

On constate que 74 % des fèces sont composés de 4 graminées. Ce sont : *Cynodon d.*, *Heteropogon c.*, *Eragrostis c.* et *Panicum s.* Les trois premières sont les mêmes que dans le cas du fourré à *Acacia f.* bien que leurs taux de présence sur le terrain et dans les fèces soient différents. Les quatre graminées de base du régime alimentaire du criquet sur la prairie à *Cynodon d.* sont trouvées seules dans 64 % des égestas, combinées entre elles dans 10 % des fèces bispécifiques et en mélange avec une autre graminée dans 4 %.

Tableau 4. Régime alimentaire du criquet migrateur sur la prairie à *Cynodon d.* et importance relative des graminées présentes (février 1972).

	Composition des fèces exprimée en % de présence				Importance relative des graminées sur le terrain exprimée en % de recouvrement
	Mâles sur 50 f.	Femelles sur 50 f.	Total sur 100 f.		
Fèces monospécifiques :					
Cynodon d.	12	7	19	64	60
Heteropogon c.	6	13	19		2
Eragrostis c.	10	6	16		2
Panicum s.	3	7	10	20	3
Sporobolus p.	5	1	6		3
Aristida c.b.	1	4	5		0
Eragrostis t.	2	1	3	8	5
Panicum p.	2	0	2		10
Rhynchelytrum r.	2	0	2		0
Panicum m.	0	1	1	1	0
G. inconnue	0	1	1		0
Eragrostis sp.	0	0	0		4
Paspalum c.	0	0	0	0	9
Divers	0	0	0		2

Fèces bispécifiques :

<i>Era c. + Cyno d.</i>	1	3	4	7	9	2	16
<i>Era c. + Pani s.</i>	0	2	2				
<i>Era c. + Sporo p.</i>	1	0	1				
<i>Cyno d. + Pani s.</i>	1	1	2	0	1	1	1
<i>Cyno d. + Hypa r.</i>	1	0	1				
<i>Cyno d. + Rhynch r.</i>	1	0	1				
<i>Cyno d. + Pani p.</i>	0	1	1	1	0	1	1
<i>Hetero c. + Pani p.</i>	1	0	1				
<i>Hetero c. + Ari c.b.</i>	0	1	1				
<i>Ari c.b. + Digi b.</i>	0	1	1	1	0	1	1
<i>Ari c.b. + Sporo p.</i>	1	0	1				

Comparativement à son abondance relative sur le terrain, *Cynodon d.* est moins souvent consommé que l'on pourrait s'y attendre si l'insecte ne manifestait pas un comportement actif dans sa quête alimentaire. *Panicum p.* est toujours délaissé. Inversement, *Heteropogon c.*, *Eragrostis c.* et *Panicum s.* peu fréquents, sont bien représentés dans les fèces. Cette discordance entre la consommation des espèces végétales et leur abondance dans le biotope prouve une nouvelle fois que le criquet migrateur manifeste un choix alimentaire. La composition floristique du milieu influence son régime dans le sens où elle limite les possibilités du choix pour l'acridien.

Le régime alimentaire diffère peu en fonction du sexe des individus dans un même biotope. Par contre, si nous voulons faire le bilan alimentaire au niveau d'une région naturelle, il faut tenir compte de leur distribution spatiale. Le tableau 5 montre

que la présence des imagos mâles et femelles dans les deux biotopes étudiés change au cours de l'année.

Tableau 5. Variations mensuelles de la sex-ratio (rapport du nombre de mâles sur le nombre de femelles présents par unité de surface) dans le fourré à *Acacia f.* et la prairie à *Cynodon d.*

	Fourré à <i>Acacia f.</i>	Prairie à <i>Cynodon d.</i>
Septembre 1972	3,0	1,9
Octobre	3,7	1,8
Novembre	1,3	1,1
Décembre	0,7	1,3
Janvier 1973	1,2	1,2
Février	1,7	1,4
Mars	2,2	1,7
Avril	2,4	2,3
Mai	2,8	2,2

Ainsi, même si les deux sexes ont sensiblement les mêmes affinités alimentaires, les quantités ingérées de chaque espèce végétale ne sont pas comparables à l'échelle d'une région naturelle à cause de la colonisation différentielle des biotopes.

3. La savane à *Heteropogon contortus*.

En comparaison des deux premiers milieux, la savane à *Heteropogon c.* est beaucoup plus pauvre en espèces graminéennes. Le tableau 6 montre le comportement alimentaire du criquet migrateur dans ce biotope.

Tableau 6. Régime alimentaire du criquet migrateur dans la savane à *Heteropogon c.* et importance relative des graminées présentes (février 1972).

	Composition des fèces exprimée en % de présence			Importance relative des graminées sur le terrain exprimée en % de recouvrement
	Mâles sur 50 f.	Femelles sur 50 f.	Total sur 100 f.	
Fèces monospécifiques :				
Heteropogon c.	26	24	50	50
Hyparrhenia r.	6	3	9	25
Panicum p.	4	3	7	15
Aristida c.b.	2	1	3	10 et divers
G. inconnue	0	1	1	
Fèces bispécifiques :				
Hetero c. + Hypa r.	7	13	20	29
Hetero c. + Pani p.	5	3	8	
Hypa r. + Pani c.	0	1	1	
Fèces trispécifiques :				
Hetero c. + Hypa r. + Pani p.	0	1	1	

Heteropogon c. est présent dans 79 % des fèces, soit seul (50 %), soit en mélange avec une autre graminée (28 %) ou de deux autres graminées (1 %). Le régime alimentaire est donc beaucoup plus monotone que dans les biotopes précédemment étudiés. Les deux autres espèces sont *Hyparrhenia r.* et *Panicum p.* Rares dans les fèces monospécifiques, elles sont plus fréquentes dans les fèces mixtes. *Aristida c.b.* et quelques graminées indéterminées sont ingérées en très faibles quantités. Il est intéressant de signaler l'importance des fèces bispécifiques, surtout ceux formés du mélange *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.*

Mâles et femelles ont à peu près le même régime alimentaire.

Conclusions.

A la suite de ces études préliminaires, il est établi que le régime alimentaire du criquet migrateur dépend du spectre floristique du biotope dans le sens d'une limitation des possibilités d'exprimer des préférences. En outre, nous avons constaté que :

- les graminées dominantes de ces trois biotopes sont bien consommées,
- le choix alimentaire est net vis-à-vis des espèces moyennement abondantes.

Par contre, les graminées rares ne sont pas particulièrement recherchées.

Nous avons essayé d'étudier le régime alimentaire du *Locusta* dans des milieux défavorables du point de vue qualité appétissante des plantes pour mettre en évidence plus facilement le rôle actif de l'insecte. Or, les densités des ailés ont toujours été trop faibles pour permettre de réelles conclusions. Signalons à titre d'exemple, que les rares individus capturés dans une steppe à *Loudetia filifolia* n'ingèrent pratiquement pas de *Loudetia f.*, mais de l'*Aristida c.b.* qui pousse uniquement à l'état de touffes isolées. Il est frappant de constater la coïncidence entre l'abondance des criquets et les qualités appétissantes des graminées dominantes.

Le criquet migrateur est donc un graminivore oligophage car il est capable d'exprimer des préférences pour certaines d'entre elles et de s'en nourrir presque exclusivement (1).

Nous proposons un premier classement des graminées du point de vue de leur consommation par le criquet migrateur malgache.

— Graminées appréciées :

- en milieu xérotrophe : *Heteropogon c.*, *Aristida c.b.*
- en milieu mésotrophe : *Eragrostis c.*, *Cynodon d.*
- en milieu hygrotrophe : *Cynodon d.*, *Hyparrhenia r.*

— Graminées occasionnellement consommées :

Panicum p., *Digitaria b.*, *Eragrostis t.*

— Graminées rarement attaquées :

Chloris v., *Sporobolus p.*, *Brachiaria d.*, *Rhynchelytrum r.*

B. RELATION ENTRE LA PHENOLOGIE DES GRAMINEES ET LE REGIME ALIMENTAIRE DE CRIQUET MIGRATEUR.

Le régime alimentaire dépend de la diversité floristique du biotope d'une part, et des préférences du criquet migrateur d'autre part. Or, il est certain que le tapis graminéen change au cours des saisons aussi bien sur un plan quantitatif que sur un

(1) Nous avons vérifié au moment de ces études préliminaires (février 1972) que la plupart des graminées en floraison ont approximativement la même teneur en eau :

<i>Panicum p.</i>	: 65 % du poids frais.
<i>Cynodon d.</i>	: 61 %
<i>Heteropogon c.</i>	: 60 %
<i>Eragrostis c.</i>	: 60 %
<i>Hyparrhenia r.</i>	: 54 %
<i>Aristida c.b.</i>	: 50 %

plan qualitatif, entraînant des conséquences sur l'alimentation de l'acridien. L'étude de l'évolution temporelle du régime alimentaire des imagos a été entreprise en 1972-73 en comparaison avec l'évolution phénologique de la végétation. Ces recherches se sont déroulées de novembre à mai dans le fourré à *Acacia f.* et la prairie à *Cynodon d.* (exception faite d'une interruption de fin décembre à début janvier) et d'août à juin sur la savane à *Heteropogon c.*

1. Le fourré à *Acacia farnesiana*.

Les caractères phytophénologiques concernant le tapis graminéen du fourré à *Acacia f.* sont représentés schématiquement dans le tableau 7. L'évolution du régime alimentaire des imagos vivant dans ce biotope est étudiée pendant trois périodes de l'année :

- début de saison des pluies : novembre et décembre 1972
- saison des pluies : janvier, février et mars 1973
- début de saison sèche : avril et mai 1973.

Les espèces végétales ingérées sont indiquées pour les mâles et pour les femelles dans le tableau 8, et les organes végétaux (feuilles ou inflorescences) dans le tableau 9.

a. Début de saison des pluies.

En novembre et décembre 1972, les imagos ont un régime alimentaire peu diversifié, composé essentiellement de feuilles d'*Heteropogon c.* La prédominance de cette graminée dans les egestas est remarquable car elle ne se trouve qu'en touffes isolées dans le fourré à *Acacia f.* Par contre, elle est abondante à la périphérie. *Eragrostis c.* est la deuxième graminée trouvée en permanence dans les fèces. En général, ce sont des feuilles qui sont ingérées, mais on trouve aussi des inflorescences à un moment où celles-ci sont encore rares. Le criquet migrateur semble les attaquer particulièrement. Les autres graminées sont moins régulièrement consommées: *Aristida c.b.* est uniquement ingérée sous forme de feuilles. *Eragrostis t.*, *Cynodon d.* *Hyparrhenia r.*, *Panicum p.* et quelques autres graminées sont attaquées aussi bien par les feuilles que par les inflorescences, sans préférences très nettes. Par rapport aux fèces monospécifiques, les fèces mixtes sont rares. Ils sont presque toujours composés de graminées. Une seule fois, une dicotylédone non identifiée est découverte dans un fèces produit par une femelle.

Les mâles consomment moins d'*Heteropogon c.*, leur régime tend à être plus riche que celui des femelles, mais les différences sont faibles.

b. Saison des pluies.

A partir de janvier, on observe de brusques changements dans le régime alimentaire. Certaines graminées comme *Rhynchelytrum r.*, *Brachiaria d.* et *Chloris v.* apparaissent alors que l'état phénologique et physiologique des autres espèces végétales change. La consommation d'*Heteropogon c.* diminue brusquement. Le niveau le plus bas est atteint en janvier et fin mars. *Heteropogon c.* est remplacé principalement par *Eragrostis c.* constituant à lui seul le tiers du régime alimentaire. Cette graminée est très appétissante pour l'acridien. La consommation des inflorescences ne devient importante qu'à l'acmé de la période reproductive (deuxième quinzaine de mars). *Cynodon d.* prend aussi de l'importance de fin décembre à mi-février (15 % du régime) lorsqu'il est en floraison. D'autres graminées sont ingérées mais en petite quantité :

- *Eragrostis t.* dont le port en période reproductive favorise la prise de nourriture,
 - *Aristida c.b.* dont le taux de présence dans les fèces varie entre 5 et 20 %.
- Bien qu'il n'y ait pas d'état phénologique particulièrement attractif, cette espèce est

Tableau 7. Données écologiques et phénologiques concernant l
à *Acacia f.* (d'après DURANTON cp)

Espèces graminéennes	degré Hy	Rud	Rec %			T
			S	G	R	
<i>Heteropogon contortus</i>	M-X	-	1	5	11,0	Y
<i>Eragrostis cylindriFlora</i>	X	-	35	25	27,5	Y
<i>Eragrostis tenella</i>	H-M	±	1	3	6,6	P
<i>Cynodon dactylon</i>	T	±	5	8	17,6	Y
<i>Aristida congesta barbicollis</i>	X	-	0	1	2,2	
<i>Hyparrhenia rufa</i>	M-H	-	0	2	4,4	
<i>Panicum pseudovoeltzkowii</i>	X	-	2	3	6,6	Y
<i>Digitaria biformis</i>	M-X	+	5	7	15,4	A
<i>Rhynchelytrum repens</i>	M	+	1	3	6,6	A
<i>Bracharia deflexa</i>	M	+	1	1	2,2	A
<i>Bracharia pseudodichotoma</i>	X	-	2	2	4,4	A
<i>Chloris virgata</i>	M	+	2	2	4,4	A

Seules les graminées entrant dans la composition du

degré Hy : degré d'hygrophilie

Rud : rudéralisation

Rec % : recouvrement (en pourcentage)

S : sur le site de relevés

G : dans le groupement

R : relatif

TB : type biologique

Y : vivace

A : annuel

X : xérophile

M : mésophile T : trophophile

H : hygrophile

— : espèce présente à l'état végétatif (en chaumes e

... : appareil végétatif en pleine turgescence

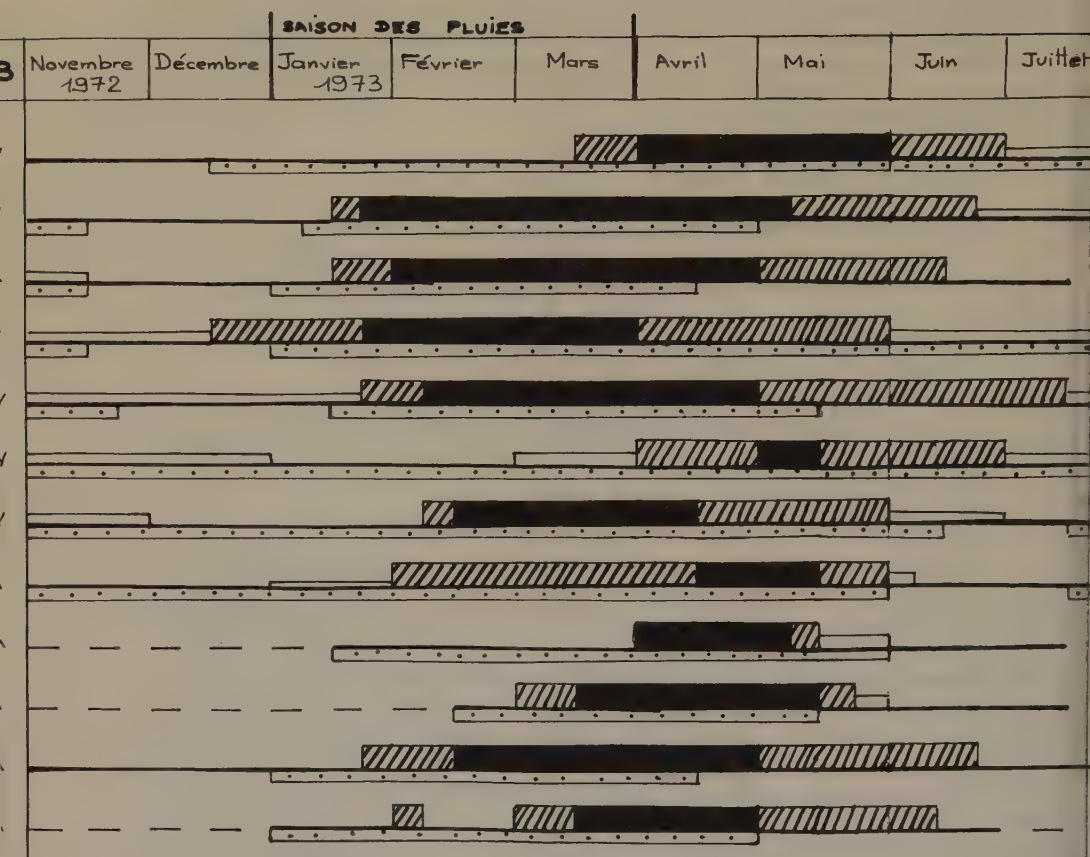
— : période reproductive résiduelle

/// : période reproductive partielle

■ : acmé de la phase reproductive

— : espèce présente sous forme de diaspores

tapis gramineen du fourré



régime alimentaire du criquet migrateur sont figurées.

+ en repousses)

Tableau 8. Evolution du régime alimentaire des imagos mâles et femelles du criquet migrateur dans le fourré à *Acacia f.* (Plateau de Bétioky)

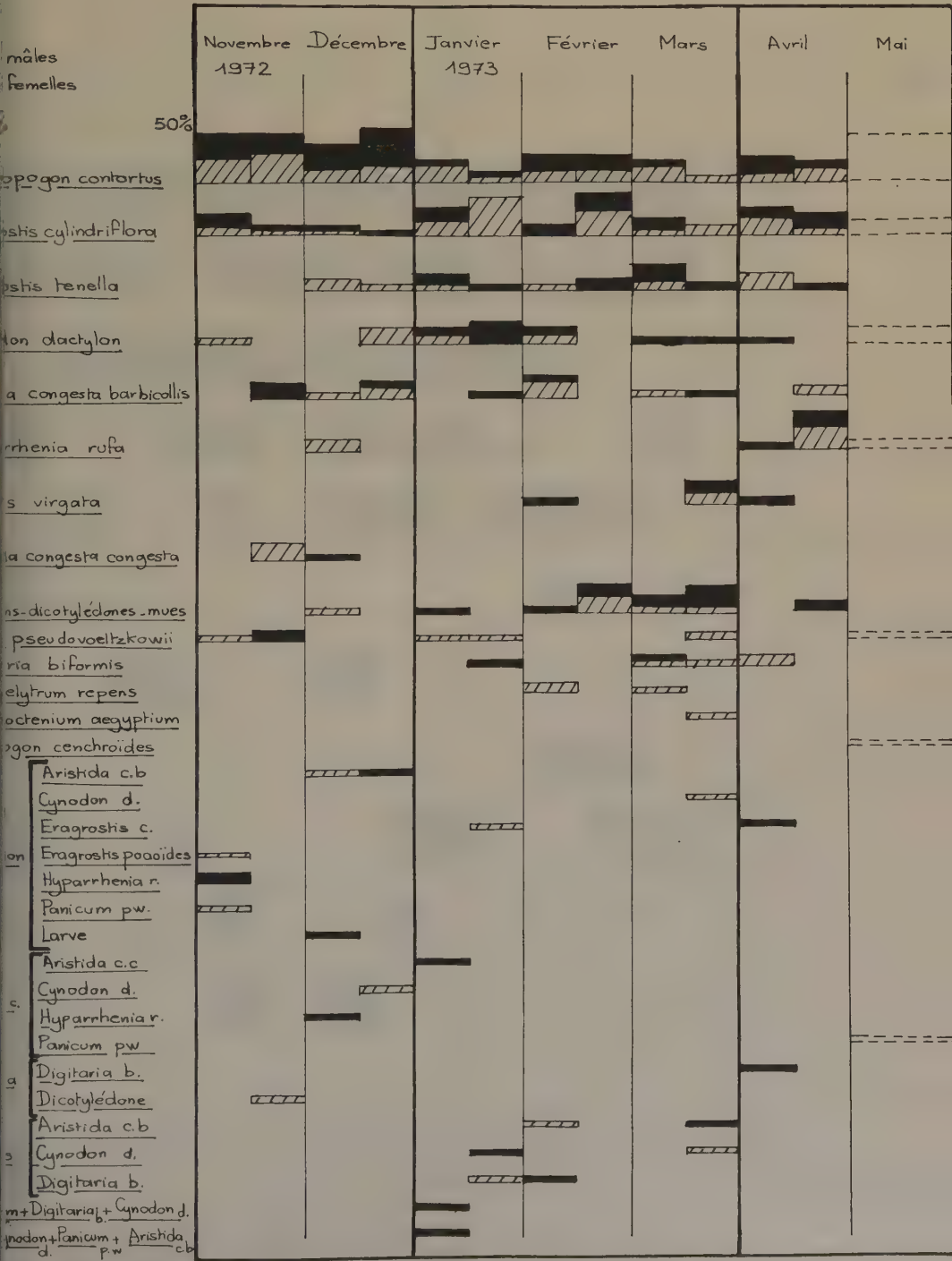
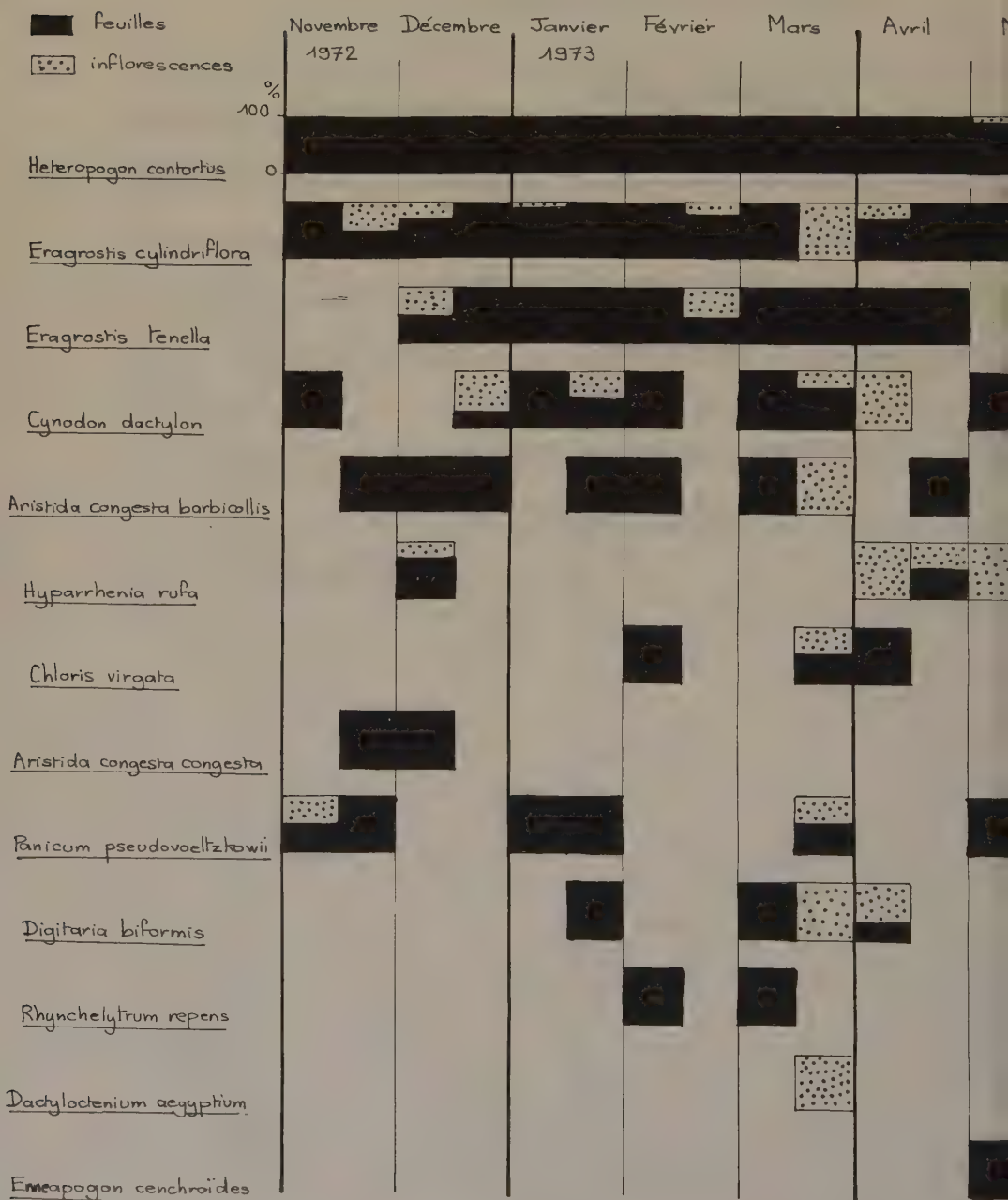


Tableau 9. Composition du régime alimentaire du criquet migrateur dans le fourré à *Acacia f.* en fonction du type d'organe consommé.



souvent ingérée car elle pousse dans les milieux les plus secs du fourré à *Acacia f.* qui sont fréquentés par l'acridien en période très pluvieuse.

— *Chloris v.* dont on note l'apparition dans le régime à la fin du mois de mars, au stade de floraison. Cette graminée est peu appréciée par l'insecte à l'état de jeune plante à cause de sa petite taille et de l'importante teneur en eau des feuilles. Mais ses qualités appétissantes augmentent réellement en saison des pluies lorsqu'elle atteint sa période reproductive, car le taux de consommation du criquet migrateur dépasse largement l'indice de présence de la graminée sur le terrain. Cette période privilégiée est de courte durée.

De mi-février à mars, des débris alimentaires divers constitués par des hyphes de champignons, des lambeaux de mues de criquets, de fragments de toile d'araignées ou d'épidermes de graminées et de dicotylédones non déterminées, sont présents dans 25 % des fèces examinés. Dans quelques cas, ils constituent la totalité d'un egesta. Ils forment environ 10 % du matériel ingéré. Cet élargissement du spectre alimentaire coïncide avec une forte densité des insectes en période de mue (2ème reproduction de saison des pluies), et l'hétérogénéité des populations imaginaires en transit s'étant alimentées ailleurs. La consommation d'espèces non graminéennes rappelle la relative euryphagie des grégaires. On peut donc se demander si les aîlés de morphologie solitaire, n'acquiescent pas un comportement alimentaire différent lorsque les densités sont assez importantes (quelques centaines d'aîlés par hectare).

Les différences d'alimentation entre mâles et femelles sont faibles. Il est curieux de constater l'absence d'*Eragrostis c.* chez les mâles en fin janvier et chez les femelles en début février. Dans deux fèces produits par des criquets mâles, nous trouvons respectivement trois et quatre graminées. Les fèces mixtes sont plus souvent bispécifiques. En fin mars, le régime alimentaire du criquet migrateur auparavant essentiellement composé de feuilles, contient davantage d'inflorescences.

En résumé, cette deuxième période est caractérisée par une diversification du régime alimentaire tant sur le plan des espèces végétales, que des organes consommés et des débris non identifiés. Les changements de régime les plus importants ont lieu en janvier et mars. En fin de saison des pluies, une relative euryphagie apparaît dans des conditions identiques pour les deux sexes.

c. Début de saison sèche.

En même temps que les pluies cessent, le régime alimentaire du criquet s'appauvrit beaucoup. La consommation d'*Heteropogon c.* augmente par rapport à *Aristida c.b.*, *Eragrostis t.* et *Cynodon d.* Par contre, *Eragrostis c.* est toujours bien consommé. La diminution du taux de présence de *Cynodon d.* dans les egestas est très intéressante à remarquer car, physiologiquement, la plante est toujours verte et turgescence. Cette graminée produit de l'acide cyanhydrique en saison sèche (BOSSER 1969). La participation d'*Hyparrhenia r.* dans le régime devient importante. Les aîlés se déplacent vers les zones les plus humides de la station où ils trouvent cette graminée hygrophile encore verte. Ceci est un exemple de substitution alimentaire par suite de la recherche de micromilieus temporairement plus favorables. Le phénomène s'observe aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Par contre, les débris non identifiés ne sont importants que pour les mâles. En avril, les imagos consomment autant de feuilles que d'inflorescences. En mai, les feuilles prédominent à nouveau dans le régime alimentaire. Deux exceptions méritent d'être signalées : *Hyparrhenia r.* dont le cycle biologique tardif explique encore la présence d'inflorescences ainsi qu'*Heteropogon c.* qui est ingéré pour la première fois sous forme d'inflorescences, mais en faible quantité.

En conclusion, le régime alimentaire du criquet migrateur dans le fourré à *Acacia f.* est assez diversifié, ce qui est à mettre en parallèle avec la richesse du spectre floristique du milieu. Quatorze graminées sont consommées. Cinq d'entre elles jouent

un rôle prépondérant dans le régime alimentaire, soit par leur permanence, soit par leur abondance. Ce sont par ordre décroissant : *Heteropogon c.*, *Eragrostis c.*, *Eragrostis t.*, *Cynodon d.* et *Aristida c.b.* Seules les deux premières graminées sont présentes durant les 7 mois d'observations suivant des proportions très variables d'un mois à l'autre, en relation avec leurs évolutions phénologiques respectives. Quelques autres espèces végétales telles que *Hyparrhenia r.*, *Chloris v.*, et *Aristida c.c.*, apparaissent saisonnièrement dans le régime avec des taux de présence non négligeables. Une dernière catégorie de graminées regroupe les espèces très peu consommées, à cause de leurs faibles qualités appétissantes ou de leur rareté dans le fourré à *Acacia f.* Parmi elles, se trouvent *Panicum p.*, *Digitaria b.*, *Rhynchelytrum r.*, *Dactyloctenium a.* et *Enneapogon c.*

La grande majorité des fèces examinés (95 %) ne sont composés que d'une seule plante. Les fèces mixtes sont formés de deux graminées, dont l'une est fréquemment *Heteropogon c.*, *Eragrostis c.* ou *Hyparrhenia r.* Les exemples où un fèces est composé de 3 ou 4 espèces graminéennes sont rares.

Du fait de la localisation excentrée de certaines graminées par rapport au site de prélèvement des insectes, certains changements du régime sont la conséquence des mouvements intrastationnels de l'acridien lors de ses réajustements thermohydriques avec le milieu ambiant (*Heteropogon c.*, *Aristida c.b.* ou *Hyparrhenia r.*) et des déplacements des reproductrices en période de ponte, en particulier vers les friches (*Eragrostis c.*, *Chloris v.*, *Digitaria b.* ou *Panicum p.*).

Le régime alimentaire du criquet migrateur dans le fourré à *Acacia f.* est donc composé d'abord d'*Heteropogon c.* et d'*Eragrostis c.* En saison des pluies, une dizaine d'autres graminées sont consommées occasionnellement ce qui diversifie le régime alimentaire, sans que celui-ci diffère beaucoup en fonction du sexe des individus. L'état physiologique et phénologique des graminées influencent considérablement le choix alimentaire du criquet migrateur sans pour autant expliquer tous les changements de régime.

2. La prairie à *Cynodon dactylon*.

Les principales caractéristiques écologiques et phénologiques des espèces graminéennes de la prairie à *Cynodon d.* sont indiquées dans le tableau 10. Comme précédemment, l'évolution du régime alimentaire est discutée pendant trois périodes d'étude : début de saison des pluies, saison des pluies et début de saison sèche. Les résultats des examens des fèces sont donnés dans le tableau 11.

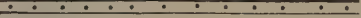
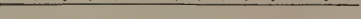
a. Début de saison des pluies.

En novembre, *Cynodon d.* constitue l'essentiel du régime alimentaire du criquet migrateur, bien que d'autres espèces soient turgescentes comme *Aristida c.b.*, *Hyparrhenia r.*, *Eriochloa n.*, *Eragrostis a.*, *Eragrostis t.* et *Panicum p.* En décembre, le taux de présence de *Cynodon d.* dans les fèces diminue de moitié au profit d'*Eragrostis a.*, d'*Hyparrhenia r.* et de *Panicum p.* Les deux premières graminées sont des espèces hygrophiles. Ce changement de régime est imputable à l'arrêt des précipitations au cours de ce mois, provoquant le déplacement des ailés vers les zones les plus humides du milieu.

b. Saison des pluies.

Avec l'apparition des importantes précipitations de janvier, février et mars, la proportion de *Cynodon d.* dans les fèces continue de diminuer. Son niveau le plus bas est atteint à la mi-février. A ce moment là, il est souvent en mélange avec *Panicum p.* (20 % des fèces) ; son taux de présence augmente à nouveau en mars.

Tableau 10. Données écologiques et phénologiques concernant le tapis graminéen de la prairie à *Cynodon d.* (d'après DURANTON cp)

espèces graminéennes	degré Hy	Rud	Rec %			Tb	SAISON :		
			S	G	R		Novembre 1972	Décembre	Janvier 1973
<i>Cynodon dactylon</i>	T	—	15	50	65,0	V			
<i>Setaria congesta barbicollis</i>	X	—	0	0	0	V			
<i>Setaria pseudovoeltzkowii</i>	X-M	—	5	5	6,5	V			
<i>Agrostis tenella</i>	H-M	±	4	3	3,9	A			
<i>Peripogon contortus</i>	M-X	—	0	0	0	V			
<i>Agrostis atrovirens</i>	H	—	2	3	3,9	±V			
<i>Digitaria debilis</i>	M-H	—	1	1	1,3	A			
<i>Parthenia rufa</i>	M-H	—	0	3	3,9	V			
<i>Cynodon subalbidum</i>	H	—	2	2	1,5	V			
<i>Setaria commersonii</i>	H	—	20	10	13,0	V			
<i>Peripogon eucomus</i>	H	—	1	1	1,3	V			
<i>Peripogon compressus</i>	H	—	1	1	1,3	V			
<i>Setaria nubica</i>	H-M	—	1	1	1,3	A			

Seules les graminées entrant dans la composition du régime alimentaire du criquet

- Hy : degré d'hygrophilie
 : rudéralisation
 % : recouvrement (en pourcentage)
 S : sur le site de relevés
 G : dans le groupement
 R : relatif
 : type biologique
 V : vivace
 A : annuel

- : xérophile
 : mésophile
 : hygrophile
 : trophophile

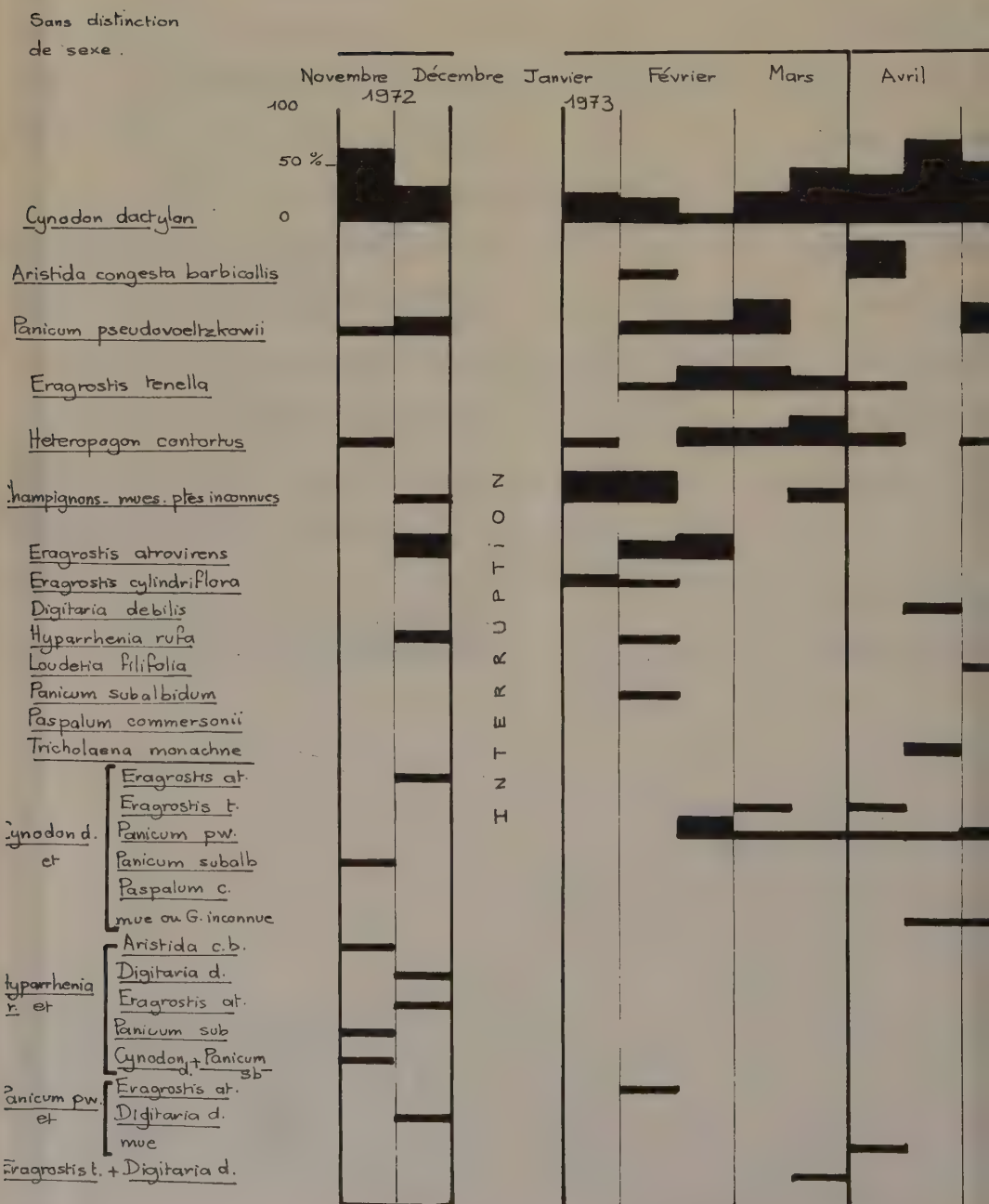
-  : espèce pré
 : appareil
 : période rep
 : période rep
 : acmé de l
 : espèce p
 : brûlis

DES PLUIES					
Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet

nigrateur sont figurées

- entre à l'état végétatif (en chaumes et en repousses)
- végétatif en pleine luxescence
- reproductrice résiduelle
- reproductrice partielle
- 1 phase reproductrice
- présente sous forme de diaspores

Tableau 11 : Evolution du régime alimentaire du criquet migrateur sur la prairie à *Cynodon d.* (Plateau de Bétioky)



En saison chaude et humide, le régime alimentaire du criquet migrateur se diversifie comme dans le fourré à *Acacia f.* : quatre autres graminées atteignent ou dépassent 20 % de présence. Ce sont *Panicum p.*, *Eragrostis t.*, *Heteropogon c.* et *Eragrostis a.* On remarque que *Panicum p.*, peu consommé en général, est ici apprécié surtout en fin février, après avoir été associé auparavant à *Cynodon d.* Le moment où *Panicum p.* est le plus ingéré correspond à la phase de floraison et à un port dressé. A cet état phénologique, il compose 25 % des fèces alors que son recouvrement spécifique sur le terrain est de 5 % seulement. La consommation d'*Eragrostis t.* en février et mars correspond à la période de turgescence maximale et au début de la floraison. En dehors de ces deux mois, les quantités ingérées sont très faibles. *Heteropogon c.* est très peu consommé jusqu'à mi-février. Ensuite, 25 % des fèces sont composés de cette graminée. Le taux de présence diminue au mois d'avril. Comme cette graminée se trouve en abondance seulement à la périphérie de la prairie à *Cynodon d.*, sa présence dans les fèces est un indice de l'instabilité des aîlés. Ceci tend à prouver que des déplacements d'imagos solitaires ont lieu en plein jour. Les qualités appétissantes d'*Heteropogon c.* sont attestées par le fait qu'il constitue généralement la totalité d'un fèces. En janvier et février, l'augmentation du nombre de débris non identifiés apparaît plus tôt que dans le fourré à *Acacia f.* Déjà observé en début décembre, *Eragrostis a.* réapparaît au cours du mois de février, seul ou mélangé en faible proportion avec *Cynodon d.*, *Hyparrhenia r.* ou *Panicum p.* Sa présence dans les fèces coïncide exactement avec la période de pleine turgescence. Par contre, le stade de floraison n'est pas très attractif pour l'acridien.

c. Début de saison sèche.

L'augmentation du taux de présence de *Cynodon d.*, noté en mars, se confirme en avril et mai, puisque 60 % des fèces monospécifiques sont composés de cette graminée. Dans l'ensemble, le criquet migrateur consomme volontiers cette plante à cause de son cycle très étalé et de sa turgescence prolongée dans le temps. Sa valeur appétissante est différente de celle qu'elle a dans le fourré à *Acacia f.* à la même période de l'année.

Aristida c.b. fait une importante apparition dans la composition des fèces en avril malgré sa faible abondance dans ce milieu. Par contre, cette graminée est plus commune à la périphérie. Un cas similaire est observé en mars avec *Heteropogon c.* La présence de *Panicum p.* dans 25 % des fèces en début mai s'explique davantage par la disparition d'autres graminées appétissantes que par sa turgescence ou sa période reproductive très étalée dans le temps. *Digitaria b.*, *Panicum s.*, *Hyparrhenia r.* et *Paspalum c.* sont reconnus de temps en temps dans les fèces mais leur contribution est faible, comme l'est d'ailleurs le recouvrement sur le terrain de *Digitaria b.* et *Panicum s.* *Hyparrhenia r.* se trouve à l'état disséminé. *Paspalum c.* présente un recouvrement relativement important. Pourtant, le criquet migrateur le délaisse.

En conclusion, le régime alimentaire du criquet migrateur sur la prairie de *Cynodon d.* est aussi riche que dans le biotope précédant avec 13 graminées différentes. Six espèces méritent d'être retenues. Ce sont : *Cynodon d.*, *Aristida c.b.*, *Panicum p.*, *Eragrostis t.*, *Heteropogon c.* et *Eragrostis a.* Parmi elles, *Cynodon d.* constitue l'essentiel de l'alimentation des criquets capturés. Bien que largement consommée, cette graminée perd de son importance en saison des pluies à cause de la diversification de la composition floristique (*Eragrostis a.*, *Eragrostis c.*, *Panicum p.* et *Eragrostis t.*) et des déplacements des imagos vers la périphérie méso-xérotrophe (*Heteropogon c.*, *Aristida c.b.* et *Loudetia f.*).

Les fèces monospécifiques sont les plus nombreux. Les fèces mixtes résultent de la combinaison de *Cynodon d.* ou d'*Hyparrhenia r.* avec une autre graminée. Comme dans le fourré à *Acacia f.*, les débris alimentaires divers non identifiés sont découverts dans les fèces en début de saison des pluies, leur taux de présence est de 25 %.

Nous remarquons que ce sont presque les mêmes graminées que celles déjà citées à propos de la composition du régime du criquet dans le fourré à *Acacia f.* Cependant, dans ce biotope méso-hygrotrophe, le régime est sensiblement différent, en ce qui concerne le taux de présence de chaque graminée dans les fèces par rapport au recouvrement de la plante, car les espèces végétales qui croissent appartiennent à une autre gamme d'hygrotophie. Dans les deux cas, le régime se diversifie en saison des pluies.

Les observations effectuées dans ces deux milieux confirment les conclusions faites pendant les études préliminaires. Nous avons pu voir que l'évolution phénologique des graminées permet d'expliquer de nombreux changements de régime. Il est cependant certain que d'autres facteurs interviennent. Les déplacements du criquet migrateur sont rarement directement en rapport avec le facteur alimentaire mais beaucoup plus avec les facteurs thermo-hydriques. Ainsi, par exemple, il peut quitter un biotope devenu trop humide pour lui, mais restant alimentaires convenables. Mais dans la situation inverse, en cas de dessèchement du biotope, la végétation s'altère très vite et devient défavorable pour l'acridien. Nous reviendrons sur les autres facteurs impliqués dans les mécanismes du choix dans une étude expérimentale destinée à préciser les caractères de l'alimentation. D'ores et déjà, la probabilité de rencontre entre l'insecte et la plante semble importante à considérer. L'étude d'un troisième biotope, floristiquement plus simple, va nous apporter d'autres éléments.

3. La savane à *Heteropogon contortus*.

Les caractères phytophénologiques généraux de ce biotope sont représentés dans le tableau 12. L'évolution du régime alimentaire du criquet migrateur dans la savane à *Heteropogon c.*, suivie pendant 11 mois consécutifs à raison d'un prélèvement par semaine, est indiquée dans le tableau 13.

Le régime alimentaire du *Locusta m.c.* dans ce biotope est marqué par :

- l'importance d'*Heteropogon c.*,
- le faible nombre d'espèces graminéennes consommées régulièrement,
- la stabilité de sa composition au cours des saisons.

Cette dernière caractéristique rend inutile une étude par période climatique comme nous l'avons fait précédemment.

La prédominance d'*Heteropogon c.* est attesté par :

- le nombre de fèces monospécifiques qui en sont constitués,
- l'association fréquente avec *Hyparrhenia r.*, graminée consommée moins régulièrement et en plus petite quantité,
- sa présence quasi permanente dans les fèces plurispécifiques avec *Panicum p.*, et 7 autres graminées.

Les qualités appétissantes d'*Heteropogon c.* sont donc très convenables pour l'acridien. Comme cette graminée est dominante dans ce milieu, il s'en nourrit sans rechercher d'autres plantes.

Parmi les autres espèces ingérées, nous trouvons *Hyparrhenia r.* et *Panicum p.* De même que dans l'étude préliminaire effectuée l'année précédente, *Hyparrhenia r.* a une valeur appétissante inférieure à celle d'*Heteropogon c.* mais elle forme quand même un nombre appréciable de fèces monospécifiques. Elle est consommée toute l'année, mais beaucoup plus régulièrement en fin de saison des pluies et en début de saison sèche (à partir du mois de mars). Son cycle est plus tardif que la plupart des autres graminées et elle reste plus longtemps turgescente.

Panicum p., malgré sa relative abondance sur le terrain, est apparemment délaissé par le criquet migrateur.

Tableau 12. Données écologiques et phénologiques concernant le tapis graminéen de la savane à *Heteropogon c.* (d'après DURANTON cp)

spèces graminéennes	degré	Rvd	Rec %			Tb	Août 1972	Septembre	Octobre	No
	Hy		S	G	R					
<i>Heteropogon contortus</i>	X	—	45	45	90	V				
<i>Hyparrhenia rupe</i>	H-M	—	2	3	6	V				
<i>Panicum pseudozeltzkowii</i>	X	—	1	1	2	V				
<i>Eragrostis poaeoides</i>	X	±	1	1	2	A				

seules les graminées entrant dans la composition du régime alimentaire du criquet migrateur

- degré

d

c
- Hy : degré d'hygrophilie

: rudéralisation

% : recouvrement (en pourcentage)

S : sur le site de relevés

G : dans le groupement

R : relatif

: type biologique

V : vivace

A : annuel

 : xérophile

: mésophile

: hygrophile

: tropophile

- □

□

▤

■

—
- : espèce présente à l'état végétatif (en chaumes et en repousses)

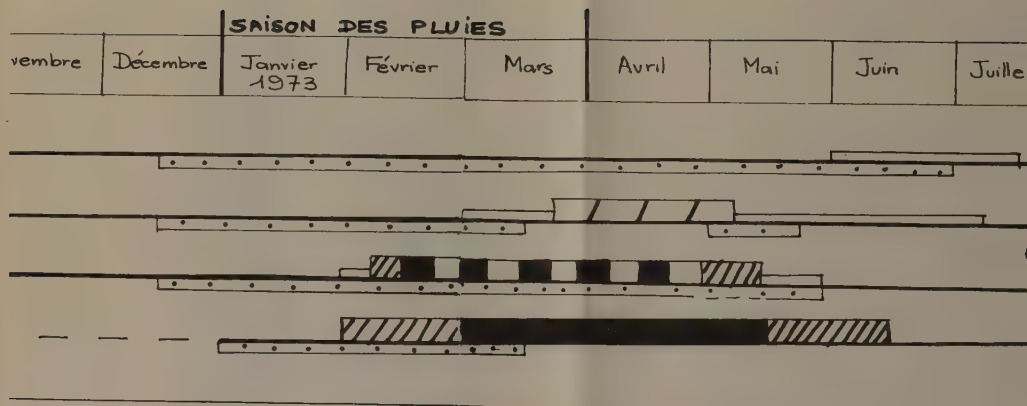
: appareil végétatif en pleine turgescence

: période reproductive résiduelle

: période reproductive partielle

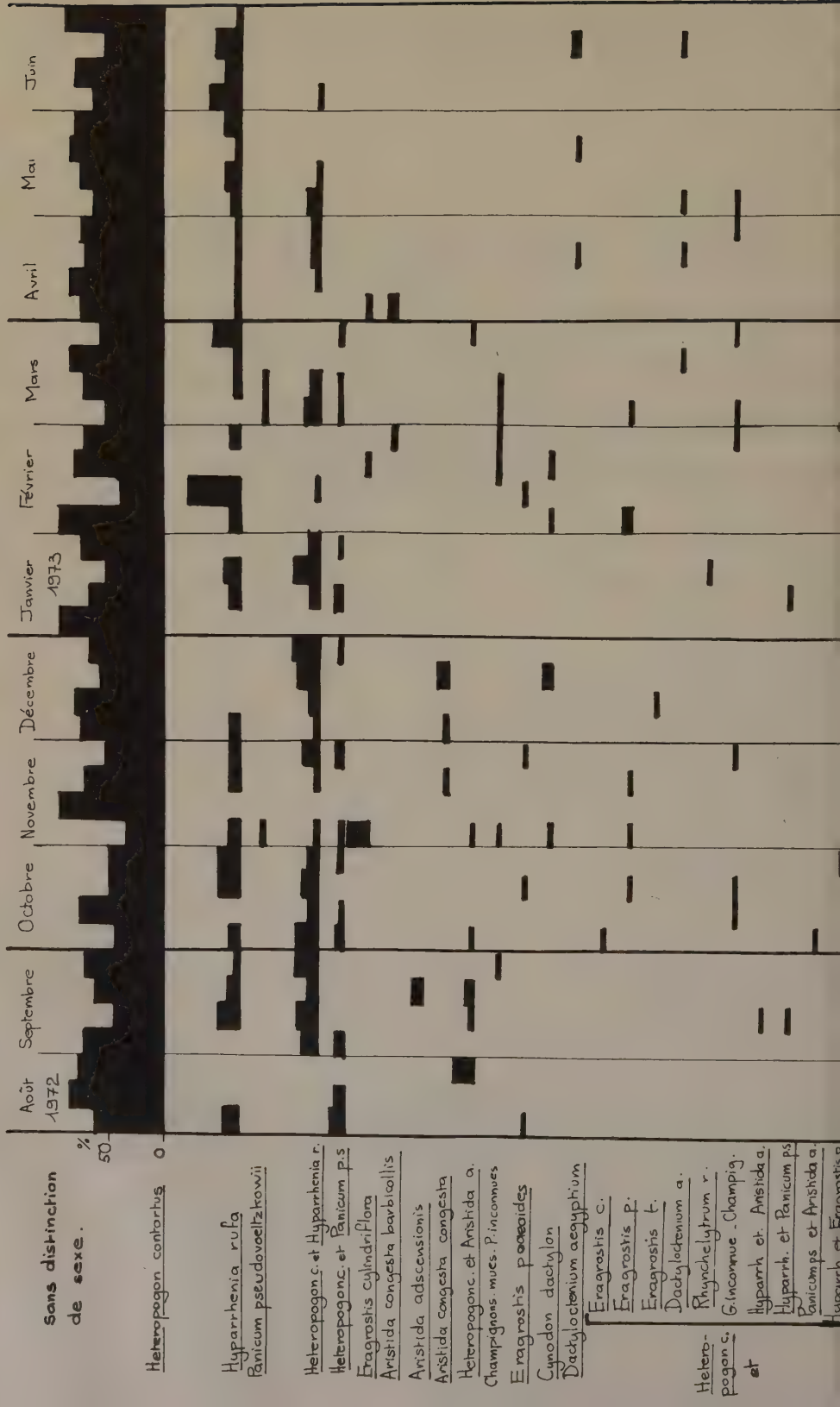
: acmé de la phase reproductive

: espèce présente sous forme de diaspores



ou sont figurées.

Tableau 13. Evolution du régime alimentaire du criquet migrateur sur la savane à *Heteropogon c.* (Plateau Mahafaly).



Eragrostis c. fait une brève apparition en début novembre. Cette graminée est très rare dans le biotope, et il est certain que les ailés examinés se sont nourris ailleurs.

Dans ce biotope simple, nous n'observons pas l'apparition de débris non graminéens en saison des pluies dans les mêmes proportions que dans les deux biotopes complexes.

Au cours des saisons, la composition de régime alimentaire du criquet migrateur varie très peu. Une légère diversification est observée en saison des pluies mais elle est sans commune mesure avec celle que nous avons remarqué dans le fourré à *Acacia f.* et la prairie à *Cynodon d.* La seule diminution de la consommation d'*Heteropogon c.* est notée en octobre, au moment où quelques pluies efficaces se produisent.

Le régime alimentaire du *Locusta m.c.* est donc beaucoup plus oligophage dans une formation floristiquement homogène que dans une formation végétale complexe. La composition floristique du biotope influence la composition du régime en limitant les possibilités de choix de l'acridien.

Conclusions.

Pour l'ensemble de la période d'étude, nous représentons dans la figure 7 le spectre alimentaire du criquet migrateur dans les trois biotopes précédemment considérés, par rapport au recouvrement relatif spécifique des principales graminées.

Dans le fourré à *Acacia f.*, le spectre alimentaire du *Locusta m.c.* ne correspond pas au recouvrement spécifique de chacune des graminées. Il faut signaler que la probabilité de rencontre de l'acridien avec chacune des espèces n'est pas tout à fait la même que celle déduite du recouvrement spécifique. En effet, l'acridien fréquente ce milieu floristiquement diversifié, préférentiellement à certains moments de sa vie reproductive, ou lorsqu'il est à la recherche d'un milieu plus humide en période de sécheresse. En dehors de ces cas particuliers, son aire de dispersion stationnelle est plus vaste, ce qui l'amène à consommer *Heteropogon c.* dont la présence dans ce régime dépasse celle d'*Eragrostis c.*, graminée dominante de ce groupement. Cette dernière est cependant très bien acceptée par l'insecte. *Cynodon d.* *Eragrostis t.* et *Hyparrhenia r.*, d'importances plus faibles, sont souvent attaquées. *Aristida c.b.* est consommée à l'occasion par l'insecte dans les zones périphériques du fourré à *Acacia f.* où cette graminée croît en abondance. Son cas est similaire à celui d'*Heteropogon c.* Par contre, il est clair que *Panicum p.* et *Rhynchelytrum r.* ne sont pas des graminées attractives pour le criquet migrateur. *Digitaria b.* (dont le recouvrement est comparable à celui de *Cynodon d.*), *Bracharia d.* et *Bracharia p.* sont aussi manifestement délaissées par l'acridien. Le régime de base du criquet migrateur dans le fourré à *Acacia f.* est composé de deux graminées. En saison des pluies, le spectre alimentaire est enrichi par une augmentation du nombre d'espèces consommées d'une part et par un changement dans la nature des organes ingérés d'autre part.

La prairie à *Cynodon d.* est un milieu relativement diversifié mais nettement dominé par une seule graminée : *Cynodon d.* Cette dernière présente des qualités appétissantes importantes puisqu'elle constitue l'essentiel du régime alimentaire des *Locusta m.c.* qui y sont capturés. *Paspalum c.* est la deuxième graminée importante avant *Panicum p.*, *Eragrostis t.*, *Eragrostis a.* ainsi que *Hyparrhenia r.* et *Panicum s.* Il faut rappeler que *Paspalum c.* est une espèce hygrophile donc rarement rencontrée par l'insecte dans ses déplacements habituels. Il n'en est pas de même pour les autres graminées qui sont relativement peu appréciées par l'acridien. *Heteropogon c.* et *Aristida c.b.*, absents du lieu de relevés, poussent à la périphérie de ce biotope. Ils procurent à l'insecte l'essentiel de sa nourriture au cours de ses mouvements intrastationnels. Leurs taux de présence assez importants dans les egestas prouvent la fréquence de ces déplacements qui

Figure 7. Régimes alimentaires du criquet migrateur dans trois biotopes différents (bilan de plusieurs mois d'observation)

Antsokoaky: Fourré à Acacia f.

Heteropogon contortus
 Eragrostis cylindriflora
 Cynodon dactylon
 Eragrostis tenella
 Hyparrhenia rufa
 Aristida congesta barbicollis
 Panicum pseudo-voeltzkowii
 Digitaria biformis
 Chloris virgata
 Rhynchelytrum repens
 Bracharia pseudodichotoma
 Bracharia deflexa

Antsokoaky: Prairie à Cynodon d.

Cynodon dactylon
 Panicum pseudo-voeltzkowii
 Heteropogon contortus
 Eragrostis tenella
 Eragrostis atrovinens
 Aristida congesta barbicollis
 Panicum subalbidum
 Hyparrhenia rufa
 Paspalum commersonii
 Digitaria debilis
 Axonopus compressus
 Eriochloa nubica
 Andropogon eucomus

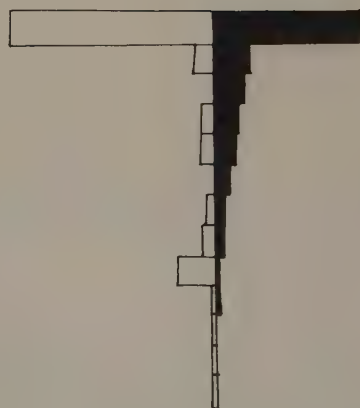
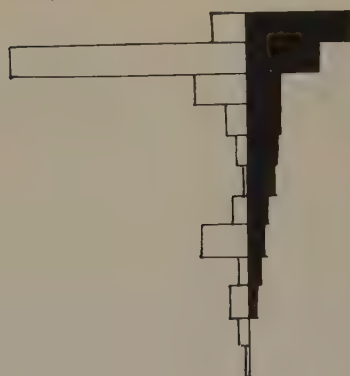
Tranombaza: Savane à Heteropogon c.

Heteropogon contortus
 Hyparrhenia rufa
 Panicum pseudo-voeltzkowii
 Eragrostis poaoides
 Eragrostis cylindriflora

Recouvrement relatif
 spécifique
 des graminées

Taux de présence
 de chaque graminée
 dans le

régime alimentaire
 du criquet migrateur



ont lieu surtout en saison des pluies dans ce milieu mésohygrotrrophe. *Andropogon e.*, *Eriochloa n.* et *Axonopus c.*, rares dans la prairie à *Cynodon d.*, sont toutes des espèces hygrophiles. Leur rôle dans le régime alimentaire est négligeable.

Dans la savane à *Heteropogon c.*, le régime alimentaire du criquet migrateur concorde à peu près avec le recouvrement relatif spécifique de chacune des graminées ingérées. Cette coïncidence est due au fait que l'espèce dominante du groupement, *Heteropogon c.*, est aussi très bien consommée par les ailés. En ce qui concerne *Hyparrhenia r.*, son importance dans le régime est nettement supérieure à son taux de recouvrement, ce qui indique une préférence marquée de l'insecte pour cette espèce végétale au stade de feuillaison en fin de saison des pluies. Pour chacune des trois autres graminées d'importance mineure, leur participation au régime alimentaire du *Locusta m.c.* est proportionnelle à leur recouvrement sur le terrain. En présence d'un faciès végétal très homogène et pauvre en espèces, l'alimentation de l'insecte varie peu au cours de l'année si l'espèce dominante est bien consommée. Il faut aussi qu'elle soit vivace pour être disponible toute l'année. Le taux de présence de chaque graminée dans le régime correspond à peu près à la probabilité qu'a le criquet de rencontrer chacune de ces plantes, bien que sa prise de nourriture dépende aussi de l'état phénologique des graminées.

Il apparaît donc que le régime alimentaire du criquet migrateur dépend à la fois de la composition du tapis végétal et du choix qu'il fait dans sa quête de nourriture. Il est certain que le criquet a des préférences, mais celles-ci ne se manifestent que pour des graminées de recouvrement moyen car, d'une part, la graminée dominante des biotopes à *Locusta m.c.* est souvent bien acceptée et d'autre part, les graminées rares ne sont pas systématiquement recherchées. Le tableau 14 montre le comportement de l'acridien en présence d'un certain nombre de graminées communes à cycles biologiques très variés (DURANTON 1974). Nous avons noté la participation de chacune d'entre elles au régime alimentaire, tant du point de vue de l'importance quantitative que de la période de l'année où elle est ingérée. L'organe de la plante le mieux accepté est indiqué. Ce tableau illustre bien les changements de régime alimentaire en fonction des saisons et des régions naturelles.

En définitive, l'interaction de tous ces facteurs fait que le régime alimentaire des imagos appartenant à chaque reproduction diffère sensiblement. A Madagascar, il y a le plus souvent 4 reproductions par an. TETEFORT et WINTREBERT (1963) distinguent :

- 1 reproduction de saison fraîche : R1
- 3 reproductions de saison chaude : R2, R3, R4.

Les reproductions R2 et R3 s'accomplissent régulièrement en saison des pluies (octobre à avril).

- Le régime alimentaire des imagos R1 est caractérisé par le petit nombre d'espèces ingérées, la présence de chaumes dans les fèces.
- Le régime alimentaire des imagos R2 est beaucoup plus riche. Il est composé de germinations, de repousses et de feuilles vertes de graminées diverses.
- Le régime alimentaire des imagos R3 présente une plus grande variété sur plusieurs plans :
 - nombre d'espèces consommées (graminées et autres)
 - types d'organes (feuilles et inflorescences).

En particulier, on trouve des mues, des hyphes de champignons, quelques monocotylédones, des fragments de toile d'araignées dans les fèces.

- Le régime alimentaire des imagos R4 est plus pauvre en espèces. Les graminées en feuillaison et en fructification. Le criquet ingère un peu de chaumes.

Tableau 14. Composition du régime alimentaire du criquet migrateur en fonction du cycle biologique des espèces graminéennes les plus abondantes dans le Sud-Ouest de Madagascar.

Cycle des espèces vivaces.	Participation au régime alimentaire du criquet migrateur	Période de consommation	Organe de la plante préféré
• Cycle à périodicité saisonnière - Cycle ne dépendant pas ou peu des conditions météorologiques — <i>Eragrostis</i> sp.1 (atrovirens) — <i>Hyparrhenia rufa</i> — <i>Imperata cylindrica</i> - Cycle $\pm$ dépendant des conditions météorologiques — <i>Heteropogon contortus</i> - Cycle fortement dépendant des conditions météorologiques — <i>Aristida congesta barbicollis</i>	faible moyenne faible	saison des pluies fin de saison des pluies toute l'année	Feuilles Feuilles - inflorescences Feuilles
• Cycle apériodique — <i>Cenchrus ciliaris</i> • Cycle étalé — <i>Panicum pseudovoeltzkowii</i> <i>Cynodon dactylon</i>	forte moyenne forte forte faible forte	saison des pluies toute l'année, surtout saison des pluies après période pluvieuse toute l'année toute l'année	Feuilles - inflorescences Feuilles - inflorescences Feuilles - inflorescences Feuilles - inflorescences Feuilles - inflorescences
<u>Cycle des espèces annuelles (Thérophytes).</u> • Cycle à périodicité saisonnière - Cycle long + par possibilités de repousses — <i>Aristida adscensionis</i> <i>Echinochloa colonum</i> <i>Dactyloctenium aegyptium</i> <i>Digitaria debilis</i> <i>Cenchrus biflorus</i> + par vagues successives de germinations. — <i>Chloris virgata</i> <i>Digitaria bifloris</i> <i>Eriochloa nubica</i> - Cycle court — <i>Rhynchoselytrum repens</i> • Cycle apériodique — <i>Brachiaria pseudodichotoma</i>	faible faible faible faible faible faible faible faible très faible	saison des pluies saison des pluies saison des pluies saison des pluies après période pluvieuse après période pluvieuse saison des pluies saison des pluies saison des pluies après période pluvieuse	Feuilles Feuilles Feuilles Feuilles Feuilles - inflorescences Feuilles - inflorescences Feuilles Feuilles

C. DISCUSSION GENERALE

L'étude des variations de la composition du régime alimentaire du criquet migrateur dans trois biotopes confirme des observations anciennes : *Locusta m.c.* en phase solitaire est bien un acridien graminivore. En effet, seulement 5 % des fèces examinés contiennent des matériaux divers, non graminéens.

Les espèces végétales ingérées sont de préférence :

- des espèces xéro-mésophiles de grande extension géographique, présentes dans des formations herbeuses du Sud et Sud-Ouest de l'Ile, telles que *Heteropogon c.* ou *Eragrostis c.*,
- des espèces anthropophiles des friches et des jachères du Sud-Sud-Ouest, telles que *Eragrostis c.*, *Cynodon d.* et dans une moindre mesure *Digitaria b.* et *Chloris v.*

Nous avons pu établir deux aspects fondamentaux de son alimentation :

— Le régime alimentaire change en fonction du biotope, et au cours des saisons. Toutefois, la composition spécifique du régime peut rester remarquablement stable dans des milieux floristiquement homogènes. La richesse en espèces graminéennes, l'abondance relative de chacune d'elles et leur état phénologique influencent beaucoup le choix alimentaire du criquet migrateur, mais ces facteurs ne suffisent pas à expliquer tous les changements de régime.

— En présence d'une formation végétale composée de plusieurs graminées, l'acridien sélectionne sa nourriture. Les préférences exprimées dépendent de la valeur appétissante de chaque graminée ainsi que de la probabilité de rencontre de l'insecte avec la plante.

Trois groupes de facteurs interviennent dans le choix :

- la probabilité de rencontre d'une espèce végétale par le criquet migrateur,
- les qualités appétissantes de la plante vis-à-vis de l'acridien,
- la motivation de l'insecte.

La probabilité de rencontre d'une espèce végétale par le criquet migrateur.

En premier lieu, elle dépend de la probabilité pour qu'un *Locusta* se trouve dans une formation végétale plutôt que dans une autre. Le déterminisme de sa distribution spatiale n'étant pas seulement d'ordre alimentaire, nous n'examinerons pas ici les facteurs qui interviennent. En second lieu, la structure physionomique de la végétation a un rôle important. Pour une espèce donnée, la probabilité de rencontre dépend de la taille et de la densité des touffes au sein du groupement. Elle peut aussi être influencée pour une moindre part par la distribution des individus (sociabilité). Une estimation correcte de ce facteur pourrait être fournie par le rapport du recouvrement global spécifique au recouvrement global général. La probabilité de rencontre d'une espèce varie au cours des saisons. Ces variations sont faibles pour les espèces vivaces (*Heteropogon c.*), beaucoup plus importantes pour les théorophytes (*Brachiaria p.*).

Les qualités appétissantes de la plante vis-à-vis de l'acridien.

Elle varie d'une espèce à l'autre, voire d'un organe à l'autre pour une même espèce. Plusieurs facteurs interviennent pour déterminer la valeur appétissante :

- la physionomie de la plante, (les espèces graciles supportant mal le poids de l'insecte, sont peu propices à la prise de nourriture),
- l'aspect physique et en particulier, la consistance des feuilles. La feuille «idéale» pour le criquet migrateur est turgescente sans être trop aqueuse, rigide sans être trop coriace. Ainsi, les feuilles molles et riches en eau de *Brachiaria d.* sont refusées, alors que les repousses d'*Heteropogon c.* sont bien appréciées. Celles-ci sont délaissées au fur et à mesure que la silicification des tissus augmente,

— les caractères biochimiques, par la présence de certains produits élaborés par la plante, peuvent aussi dissuader la prise de nourriture (*Cynodon d.* âgé et germinations de *Zea m.*).

Ainsi, les qualités appétissantes d'une espèce ou d'un organe d'une espèce sont susceptibles de varier au cours des saisons en fonction du stade phénologique et de l'état physiologique. En outre, nous avons montré que le comportement du criquet dépend de la nature du choix auquel il est confronté : la valeur appétissante d'une graminée est aussi fonction de celle des espèces qui sont présentées en même temps.

La motivation de l'insecte.

Elle peut agir directement sur le choix de l'insecte en modifiant le seuil d'appétitivité des espèces végétales, notamment du point de vue teneur en eau (GANG WERE 1960). Dans des situations de jeûne partiel, l'acridien est moins exigeant. Son activité locomotrice s'accroît (LAUNOIS-LECOQ 1974), augmentant ses chances de rencontrer des graminées moins abondantes. Par ailleurs, l'état de développement ovarien peut modifier dans une certaine mesure les préférences alimentaires des reproductrices. L'étude expérimentale qui suit permettra de mettre en évidence un certain nombre d'autres facteurs changeant la motivation alimentaire du criquet migrateur.

Le choix alimentaire du *Locusta* résulte donc de déterminismes complexes. Son étude ne peut être que «statistique» et doit reposer sur un nombre important de prélèvements effectués sur des biotopes parfaitement définis du point de vue floristique. Pour chaque milieu et pour une période donnée, il est alors possible de classer les espèces graminéennes en 4 grandes catégories et d'en donner une définition par rapport à l'acridien. Cette classification complète celle que nous avons établie à la suite des études préliminaires.

Les espèces recherchées : probabilité de rencontre inférieure au pourcentage de consommation.

Les espèces neutres : probabilité de rencontre voisine du pourcentage de consommation.

Les espèces refusées : probabilité de rencontre très supérieure au pourcentage de consommation.

Du point de vue de leur participation alimentaire, nous distinguons de plus :

- les espèces végétales consommées toute l'année,
- les espèces végétales consommées saisonnièrement,
- les espèces végétales rarement consommées.

Les espèces végétales consommées toute l'année.

Il s'agit tout d'abord d'espèces **vivaces**, présentant des qualités appétissantes soutenues en saison sèche, ce qui implique généralement un cycle peu dépendant des conditions météorologiques (*Heteropogon c.* ou *Hyparrhenia r.*) ou encore, un cycle étalé comportant une très longue période reproductive (*Cynodon d.*) assurant la turgescence de la plante. Certaines espèces vivaces peuvent également grâce à leur abondance et à leur hétérogénéité de réponse individuelle aux conditions météorologiques locales, participer au régime alimentaire du criquet migrateur durant toute l'année (*Eragrostis c.*). En saison sèche, l'insecte dispose d'un choix relativement restreint ce qui augmente d'autant la probabilité d'apparition de ces graminées dans son régime. Ces situations sont observées pour *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* dans les clairières du plateau Mahafaly, et pour *Eragrostis c.* et *Cynodon d.* dans les anciennes friches mésophiles et méso-hygrophiles du plateau de Betioky.

L'influence du stade phénologique est révélée par la présence de feuilles ou d'inflorescences dans les fèces. *Heteropogon c.* est surtout attaqué en feuillaison et

en repousses lorsque son épiderme est encore peu silicifié. Au contraire, *Hyparrhenia r.* est consommé par l'acridien même en floraison. Ce stade phénologique est nettement recherché lorsqu'il s'agit d'*Eragrostis c.* et dans une plus faible mesure, de *Cynodon d.* Les repousses sont préférentiellement attaquées chez cette dernière graminée en saison sèche plutôt que les vieilles feuilles qui sont alors le siège d'un métabolisme particulier conduisant à la formation de produits cyanurés.

Les espèces végétales consommées saisonnièrement.

La participation saisonnière de certaines graminées au régime alimentaire concerne les espèces végétales **annuelles** ou pérennes dont un stade phénologique particulier incite la prise de nourriture de l'insecte.

Parmi les espèces annuelles consommées par l'acridien, on trouve *Eragrostis t.*, *Chloris v.* et *Digitaria b.* Toutes les trois sont particulièrement appréciées au stade de floraison, mais apparemment pour des raisons diverses : meilleur support pour *Eragrostis t.*, diminution de la teneur en eau pour *Chloris v.* et *Digitaria b.* *Panicum p.* représente le cas d'une espèce pérenne consommée en quantité appréciable seulement lorsque la graminée est en floraison. En période végétative, elle se trouve généralement associée à d'autres graminées dans les egestas. Au moment de la floraison, l'inflorescence est dressée par rapport au reste de la plante dont le port est gazonnant. Les fèces contenant *Panicum p.* deviennent alors monospécifiques. Ces résultats suggèrent que cette espèce végétale n'est pas spécialement répulsive en feuillaison, mais que son port rampant gêne l'insecte dans sa prise de nourriture.

Les espèces végétales rarement consommées.

Il peut s'agir de graminées appétissantes pour l'insecte mais rares sur le lieu des relevés. Tels sont les cas d'*Eragrostis c.* et de *Cynodon d.* à Tranombaza, ou d'*Heteropogon c.* et d'*Aristida c.b.* dans le fourré à *Acacia f.* et la prairie à *Cynodon d.* Mais en général, ces espèces ne sont pas systématiquement recherchées. Inversement, on trouve des graminées qui ne sont presque jamais attaquées par l'acridien malgré leur relative abondance sur le terrain. *Rhynchelytrum r.* et *Brachiaria d.* sont manifestement délaissés, l'arrêt de la prise de nourriture intervenant très vite après la morsure. *Eragrostis a.* et *Paspalum c.*, graminées hygrophiles, sont rares dans le régime, mais leurs importances relatives dans les fèces ne sont pas négligeables lorsqu'elles sont consommées. Les qualités appétissantes de ces plantes sont convenables pour l'insecte. Pourtant, elles ne sont attaquées que de façon très aléatoire, au hasard des déplacements du *Locusta* vers les milieux humides.

II. ETUDES EXPERIMENTALES DES CARACTERES DE L'ALIMENTATION

A. ETUDE DU REGIME ALIMENTAIRE DES IMAGOS.

Comme il vient d'être démontré, le régime alimentaire du criquet migrateur dans la nature dépend en premier lieu de la composition floristique du biotope, et en second lieu de l'exploitation sélective du tapis végétal par l'acridien. La valeur appétissante des graminées varie selon l'espèce, le stade phénologique, l'état physiologique ou l'organe consommé. Les études phytophénologiques associées à la méthode d'identification des débris végétaux contenus dans les fèces, nous ont conduit à proposer quelques explications à certains changements du régime constatés suivant les lieux ou les saisons. Toutefois, la complexité des facteurs intervenant dans le choix alimentaire de l'insecte dans les conditions naturelles soulève encore de nombreuses questions. En particulier, dans quelle mesure le criquet migrateur accepte-t-il ou refuse-t-il de consommer une espèce végétale

en fonction de son accessibilité et de sa valeur appétissante (et même phagostimulante) ? Par ailleurs, nous n'avons pas d'indications sur la possibilité d'une évolution du choix alimentaire en fonction de l'âge, ni des variations pondérales des quantités ingérées (déduites par exemple du poids des fèces) en fonction du régime alimentaire.

Dans le but de répondre à ces questions, nous avons entrepris une étude expérimentale en insectarium sur le comportement alimentaire du *Locusta* mis en présence de diverses graminées sauvages. Nous avons examiné l'évolution de la composition des repas des mâles et des femelles pendant la vie imaginale, et de la quantité des fèces produits quotidiennement par les reproductrices nourries de sept graminées différentes.

1. Comportement alimentaire en présence de diverses graminées.

Les essais portent sur 11 graminées réparties en trois groupes d'hygrotophie différente : xérophile, mésophile et hygrophile. Ces plantes sont présentées en bouquet, isolément (11 cas), par deux (15 combinaisons), par trois (9 combinaisons), ou par quatre (2 combinaisons) selon le protocole expérimental décrit ci-dessous :

Graminées de milieu xérotrophe :

Aristida c.b. (A)

Heteropogon c. (H)

Loudetia f. (L)

Tricholaena m. (T)

Aristida c.b. + *Tricholaena m.*

Aristida c.b. + *Loudetia f.*

Aristida c.b. + *Heteropogon c.*

Heteropogon c. + *Loudetia f.*

Loudetia f. + *Tricholaena m.*

Tricholaena m. + *Heteropogon c.*

Tricholaena m. + *Aristida c.b.* + *Heteropogon c.*

Loudetia f. + *Aristida c.b.* + *Heteropogon c.*

Loudetia f. + *Aristida c.b.* + *Tricholaena m.*

Loudetia f. + *Heteropogon c.* + *Tricholaena m.*

Aristida c.b. + *Heteropogon c.* + *Loudetia f.* + *Tricholaena m.*

Graminées de milieu mésotrophe.

Eragrostis c. (E)

Digitaria b. (D)

Chloris v. (C)

Rhynchelytrum r. (R)

Eragrostis c. + *Chloris v.*

Eragrostis c. + *Rhynchelytrum r.*

Eragrostis c. + *Digitaria b.*

Digitaria b. + *Rhynchelytrum r.*

Digitaria b. + *Chloris v.*

Chloris v. + *Rhynchelytrum r.*

Digitaria b. + *Chloris v.* + *Eragrostis c.*

Digitaria b. + *Rhynchelytrum r.* + *Eragrostis c.*

Chloris v. + *Rhynchelytrum r.* + *Eragrostis c.*

Chloris v. + *Rhynchelytrum r.* + *Digitaria b.*

Eragrostis c. + *Digitaria b.* + *Chloris v.* + *Rhynchelytrum r.*

Graminées de milieu hygrotrophe.

Cynodon d. (C)

Andropogon e. (A)

Hyparrhenia r. (H)

Cynodon d. + *Hyparrhenia r.*

Cynodon d. + *Andropogon e.*

Andropogon e. + *Hyparrhenia r.*

Cynodon d. + *Andropogon e.* + *Hyparrhenia r.*

Le critère utilisé pour apprécier le comportement alimentaire de l'acridien (5 mâles et 5 femelles sont mis séparément dans deux cages différentes pour chaque combinaison graminéenne) est un indice d'activité alimentaire. Celui-ci est déterminé par le nombre d'individus observés en train de consommer une graminée à chaque passage de l'observateur toutes les demi-heures, pendant 10 heures de suite. La durée des repas est prise en considération pour la discussion des résultats. Nous n'avons pas relevé les simples morsures qui précèdent aussi bien le refus d'une plante (VOLKONSKY, 1937. PFADT, 1949. MULKERN, 1963. PRUESS et HAGEN, 1965. THOMAS, 1966. SINOIR, 1969) que sa consommation. Le fait d'avoir combiné entre elles toutes les graminées, supprime en partie l'inconvénient de ne pas tenir compte initialement de la durée des repas car, lorsqu'il a le choix, l'insecte se nourrit préférentiellement d'une des graminées et consacre peu de temps aux tentatives de prises de nourriture motivées par un jeûne partiel, comme dans le cas des essais portant sur une seule graminée peu appétissante.

Il aurait été sans doute préférable de procéder à des pesées de fèces mais nous n'avons pas de balance de précision au moment des essais. Le nombre de prises de nourriture continues relevés dans les conditions mentionnées est un critère suffisant pour mettre en évidence les préférences alimentaires les plus nettes du criquet migrateur. Des études quantitatives sont rapportées plus loin pour préciser l'activité alimentaire.

a. Graminées de milieu xérotrophe.

D'après le tableau 15, les 4 graminées proposées sont bien ingérées par les imagos.

Tableau 15. Comportement alimentaire du criquet migrateur en présence de 4 graminées xérophiles diversement combinées.

	<i>Aristida c.b.</i> (A)		<i>Heteropogon c.</i> (H)		<i>Loudetia f.</i> (L)		<i>Tricholaena m.</i> (T)	
mâles	11		4		17		15	
femelles	16		24		17		10	
TOTAL	27		28		34		25	
	<u>A + T</u>		<u>A + L</u>		<u>A + H</u>		<u>H + L</u>	
	<u>A</u>	<u>T</u>	<u>A</u>	<u>L</u>	<u>A</u>	<u>H</u>	<u>H</u>	<u>L</u>
mâles	4	5	16	3	7	6	4	3
femelles	25	1	16	5	7	8	3	2
TOTAL	29	6	32	8	14	14	7	5
	<u>L + T</u>		<u>H + T</u>		<u>L + T</u>		<u>H + T</u>	
	<u>L</u>	<u>T</u>	<u>H</u>	<u>T</u>	<u>L</u>	<u>T</u>	<u>H</u>	<u>T</u>
mâles	9	5	4	3	9	5	4	2
femelles	10	4	3	7	10	4	3	7
TOTAL	19	9	7	9	19	9	7	9

	<u>T + A + H</u>			<u>L + A + H</u>			<u>T + L + A</u>			<u>T + L + H</u>		
	T	A	H	L	A	H	T	L	A	T	L	H
mâles	6	4	6	4	6	10	4	4	5	5	5	0
femelles	7	1	9	4	5	8	6	2	9	4	2	10
TOTAL	13	5	15	8	11	18	10	6	14	9	7	10

	<u>A + H + L + T</u>			
	A	H	L	T
mâles	1	1	1	2
femelles	3	6	1	2
TOTAL	4	7	2	4

En présence d'une seule graminée, les prises de nourriture les plus nombreuses sont observées sur *Loudetia f.* Cette graminée est fréquemment goûtée, mais les repas sont brefs, et durent une dizaine de secondes seulement. En conséquence, le critère utilisé est insuffisant pour rendre compte de la valeur appétissante de *Loudetia f.* C'est d'ailleurs la seule espèce à influencer dans de telles proportions la durée de prises de nourriture. Pour les autres graminées, le temps d'ingestion varie de 30 secondes à 2 minutes. *Heteropogon c.* est bien consommé surtout par les femelles. Les feuilles sont ingérées de préférence aux inflorescences, l'inverse étant observé pour *Loudetia f.* Les choix sont moins nets sur *Aristida c.b.* et *Tricholaena m.*, où les feuilles et les inflorescences sont attaquées dans les mêmes proportions.

Quand les graminées sont associées par deux, le criquet migrateur consomme plus souvent *Aristida c.b.*, avant *Heteropogon c.* puis *Loudetia f.* Cette dernière espèce est préférée à *Tricholaena m.*, ce qui révèle la faible valeur appétissante de *Tricholaena m.*

Dans le cas où trois graminées sont rassemblées, *Heteropogon c.* puis *Aristida c.b.* sont les plus consommés.

Lorsque toutes les graminées sont offertes simultanément, *Heteropogon c.* est toujours le plus attaqué, viennent ensuite *Aristida c.b.*, *Tricholaena m.* et *Loudetia f.* On voit bien dans ces conditions, que *Loudetia f.* est une espèce peu appétissante.

Les différences de comportement alimentaire en fonction du sexe sont faibles. Les mâles paraissent moins sélectifs que les femelles, ce qui confirme les observations réalisées dans la nature.

b. Graminées de milieu mésotrophe.

Toutes les graminées indiquées dans le tableau 16 sont bien consommées par le criquet migrateur.

Tableau 16. Comportement alimentaire du criquet migrateur en présence de 4 graminées mésophiles diversement combinées.

	<i>Eragrostis c.</i> (E)		<i>Digitaria b.</i> (D)		<i>Chloris v.</i> (C)		<i>Rhynchelytrum r.</i> (P)	
mâles	7		17		2		8	
femelles	22		18		14		13	
TOTAL	29		35		16		21	

	<u>E + C</u>		<u>E + R</u>		<u>E + D</u>		<u>D + R</u>		<u>D + C</u>		<u>C + R</u>	
	E	C	E	R	E	D	D	R	D	C	C	R
mâles	7	1	7	0	9	0	0	13	4	0	0	9
femelles	13	3	13	5	15	4	4	13	2	3	5	6
TOTAL	20	4	20	5	24	4	4	26	6	3	5	15

	<u>D + C + E</u>			<u>E + R + D</u>			<u>C + E + R</u>			<u>R + D + D</u>		
	D	C	E	E	R	D	C	E	R	R	D	D
mâles	3	2	2	7	9	1	2	5	9	5	7	7
femelles	1	7	20	9	10	8	8	18	3	5	8	7
TOTAL	4	9	22	16	10	9	10	23	12	10	15	14

	<u>E + D + C + R</u>			
	E	D	C	R
mâles	11	1	2	0
femelles	23	1	4	4
TOTAL	34	2	6	4

Présentée isolément, *Digitaria b.* est la graminée la plus attaquée, suivie d'*Eragrostis c.* *Rhynchelytrum r.* et *Chloris v.* sont beaucoup moins souvent ingérés. Les femelles montrent une préférence très nette pour *Eragrostis c.* dont elles consomment aussi bien les fleurs que les feuilles. Les mâles ingèrent plutôt *Digitaria b.* Dans ce cas, les feuilles sont mordues à plusieurs reprises avant d'être ingérées. Un tel comportement n'est pas observé lorsqu'il s'agit d'inflorescences. Sur *Rhynchelytrum r.* et *Chloris v.*, les prises de nourriture sont assez longues, les ailés consommant les feuilles et les inflorescences.

Lorsque les plantes sont groupées par deux, *Eragrostis c.* est la graminée la plus consommée. Ses caractères appétissants sont illustrés par l'exemple suivant : une femelle mise en présence d'*Eragrostis c.* et de *Chloris v.*, se dirige d'abord vers *Chloris v.*, goûte une feuille pendant quelques secondes puis retourne vers *Eragrostis c.* pour ingérer des inflorescences pendant 5 minutes environ. Des ailés accrochés sur *Rhynchelytrum r.* se penchent vers *Eragrostis c.* pour s'en nourrir. Les prises de nourriture sont continues et durent quelques minutes.

Dans les combinaisons à trois plantes, l'indice d'activité alimentaire est toujours en faveur d'*Eragrostis c.* Les autres plantes ont des valeurs appétissantes régulièrement plus faibles.

Si les quatre graminées sont regroupées en un seul bouquet, les mâles et les femelles confirment leurs préférences pour *Eragrostis c.*

c. Graminées de milieu hygrotrophe.

Comme dans les autres essais, toutes les graminées présentées sont consommées par l'acridien (tableau 17).

Tableau 17. Comportement alimentaire du criquet migrateur en présence de trois graminées hygrophiles diversement combinées.

	<i>Cynodon d.</i> (C)	<i>Andropogon e.</i> (A)	<i>Hyparrhenia r.</i> (H)
mâles	6	16	7
femelles	14	20	13
TOTAL	20	36	20

	<u>C + H</u>		<u>C + A</u>		<u>A + H</u>	
	C	H	C	A	A	H
mâles	13	0	12	3	4	1
femelles	20	2	17	2	11	10
TOTAL	33	2	29	5	15	11

	<u>C + A + H</u>		
	C	A	H
mâles	11	3	0
femelles	14	5	1
TOTAL	25	8	1

Lorsqu'une seule graminée est présentée, celle qui provoque la plus grande activité alimentaire est *Andropogon e.*, mais les feuilles sont toujours goûtées à plusieurs reprises avant d'être ingérées. Ensuite, la consommation est longue, surtout quand il s'agit d'inflorescences (1 à 2 minutes). Sur *Cynodon d.* et sur *Hyparrhenia r.*, le nombre de prises de nourriture est plus faible, mais les repas durent plus longtemps à chaque fois.

Si les deux graminées sont mélangées, *Andropogon e.* est supplanté par *Cynodon d.* tout en étant plus souvent goûté qu'*Hyparrhenia r.* Les préférences de l'acridien pour *Cynodon d.* sont particulièrement nettes par rapport à *Hyparrhenia r.*, alors qu'en régime simple, chacune de ces graminées est bien ingérée. Nous utiliserons cette différence de valeurs appétissantes pour étudier l'évolution du choix alimentaire au cours de la vie imaginaire.

Lorsque toutes les graminées sont rassemblées, *Cynodon d.* conserve la première place.

Les différences de comportement alimentaire entre mâles et femelles sont faibles ou inexistantes.

d. Essai récapitulatif.

Nous venons de constater que dans chaque série expérimentale, le criquet migrateur préfère une ou deux plantes. Ce sont :

- en milieu xérotrophe : *Aristida c.b.* et *Heteropogon c.*,
- en milieu mésotrophe : *Eragrostis c.*,
- en milieu hygrotrophe : *Cynodon d.*

Il est important de noter que parmi les graminées les plus consommées dans chaque gamme d'hygrotrophie, trois sont des espèces dominantes des biotopes déjà étudiés :

- le fourré à *Acacia f.* avec *Heteropogon c.* et *Eragrostis c.*,
- la prairie à *Cynodon d.* avec *Cynodon d.*,
- la savane à *Heteropogon c.* avec *Heteropogon c.*

On comprend donc que l'essentiel du régime ait pu être composé à partir de la ou des graminées dominantes. Dès lors, il apparaît intéressant de regrouper ces espèces pour comparer leurs valeurs appétissantes car, elles peuvent coexister dans la nature, en particulier dans les friches et les jachères. Pour cet essai, trois répétitions d'épreuves, comportant à chaque fois 5 mâles et 5 femelles, sont accomplies. Les observations sont identiques à celles des autres séries (Tableau 18).

Tableau 18. Comportement alimentaire du criquet migrateur en présence de 4 graminées appartenant à des milieux d'hygrotrophie différente.

	<i>Eragrostis c.</i> E		+ <i>Heteropogon c.</i> H		+ <i>Cynodon d.</i> C		+ <i>Aristida c.b.</i> A	
	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles
Essai 1	19	11	10	18	12	19	3	6
Essai 2	22	23	8	16	7	8	9	4
Essai 3	17	25	2	8	8	0	1	4
TOTAL	58	59	20	42	27	27	13	14
	117		62		54		27	

Nous avons vu précédemment que les *Locusta m.c.* mis en présence de chacune de ces plantes ont des durées de repas sensiblement égales, ce qui veut dire que les graminées utilisées ont la même valeur appétissante pour l'acridien, du moins lorsqu'il

ne dispose pas de choix. Dans cet essai, la comparaison de l'indice d'activité alimentaire donne donc une indication correcte des quantités relatives ingérées lorsque les espèces végétales considérées sont mises ensemble. Le criquet migrateur consomme surtout *Eragrostis c.*, puis *Heteropogon c.* et *Cynodon d.* et enfin *Aristida c.b.* La seule différence de comportement alimentaire en fonction du sexe est remarquée pour *Heteropogon c.*, qui est surtout ingéré par les femelles.

Aucune des 11 graminées expérimentées ne s'est montrée réellement répulsive, mais elles ont chacune des qualités appétissantes très différentes. Il s'avère que certaines plantes bien ingérées lorsqu'elles sont présentées en bouquet au laboratoire sont peu attaquées par l'acridien dans les conditions naturelles. Les explications que l'on peut fournir sont particulières à chaque graminée :

- *Tricholaena m.* est une espèce peu fréquente dans les biotopes étudiés. Elle se présente en touffes isolées, près des buissons.

- *Andropogon e.* forme généralement des faciès importants dans les zones très humides. Sinon, elle pousse à l'état isolé dans les milieux mésohygrotophes (comme la prairie à *Cynodon d.*).

- *Loudetia f.* est une graminée particulièrement scléreuse colonisant surtout les milieux très secs.

- *Chloris v.* pousse parmi les faciès à *Digitaria b.* dans les milieux touffus et broussaillieux peu fréquentés par le *Locusta m.c.*

- *Digitaria b.* forme des faciès enchevêtrés peu colonisés par l'acridien.

Les quatre graminées préférées par le criquet migrateur : *Eragrostis c.*, *Cynodon d.* et *Aristida c.b.*, sont très communes dans ses biotopes, et du point de vue quantitatif, les aîlés disposent d'une réserve alimentaire très supérieure à leurs besoins.

2. Evolution du choix alimentaire durant la vie imaginale.

Dans la nature, nous n'avons pas étudié les modifications du choix alimentaire sous l'action de facteurs externes comme la température ou l'humidité relative de l'air et de facteurs internes comme le sexe ou les aptitudes individuelles. Pour apporter de nouveaux éléments à la définition des caractères de l'alimentation, nous avons procédé à des élevages par couples en insectarium. Les expériences ont eu lieu en saison chaude et sèche, alors que le spectre graminéen dans la nature est considérablement restreint. Les graminées turgescentes sont localisées dans les bas-fonds et aux affleurements de la nappe phréatique sur le plateau de Bétioky. Parmi les espèces disponibles, nous avons cherché deux graminées de valeurs appétissantes bien différentes mais spontanément consommées par l'acridien dans la nature. *Cynodon d.* et *Hyparrhenia r.* répondent à ces critères.

En outre, les egestras formés à partir de chacune de ces deux plantes sont identifiables à l'œil par la couleur et la forme. En effet, ceux constitués d'*Hyparrhenia r.* sont brun-roux, de grande taille et de forme effilée, parfois un peu torsadée ; ceux formés de *Cynodon d.* sont verts, également de grande taille mais dont les extrémités sont légèrement obliques. Le mélange des deux graminées dans un même fèces donne un aspect plus ou moins intermédiaire selon la proportion de chacune d'entre elles. Pour utiliser avec discernement ce marquage naturel des fèces, un apprentissage particulier est nécessaire en procédant à des vérifications de reconnaissance par examen au microscope des débris graminéens selon la technique déjà décrite. L'erreur commise est de l'ordre de 10 %. Ce risque est accepté, car nous disposons ainsi d'un moyen rapide et commode de connaître pour chaque individu les proportions relatives de chacune des plantes ingérées.

Trois séries expérimentales de 10 couples chacune sont formées. La première est destinée à expérimenter *Cynodon d.* seul, la seconde *Hyparrhenia r.*, et la dernière, un mélange en proportion égale des deux graminées. Les criquets mis en élevage sont tous jeunes, mais les femelles nullipares sont à divers stades de vitellogénèse car il

n'a pas été possible d'en trouver de très jeunes, les densités d'ailés étant très faibles dans la nature au moment des essais (moins d'un imago par hectare). Chaque jour, les fèces sont recueillis et dénombrés. Les egestas des mâles sont aisément distingués de ceux des femelles par la taille chez les criquets en phase solitaire. Il est bien connu que la dimension des fèces des femelles varie en fonction de l'état de réplétion du tube digestif et du développement des ovaires. Cependant, pour les deux graminées expérimentées, nous n'avons pas remarqué de modifications importantes de la taille des fèces en fonction du cycle de ponte. Ce fait s'explique peut-être par la faible production d'œufs des reproductrices qui n'entraîne pas de distension abdominale suffisante pour affecter sensiblement la dimension des egestas. L'appréciation de la consommation de chacune des deux graminées par le poids des fèces aurait été préférable au dénombrement de ceux-ci. Le critère pondéral sera d'ailleurs repris pour l'étude quantitative de l'alimentation sur ces mêmes régimes mais en saison des pluies. Pour le moment, nous considérons que le décompte des fèces produits quotidiennement est un indice suffisant et pratique pour apprécier l'activité alimentaire. Dans tous les cas, les couples sont suivis jusqu'à leur mort. Les graminées sont présentées en floraison, elles sont renouvelées chaque jour. Pour *Cynodon d.*, comme pour *Hyparrhenia r.*, les feuilles constituent la majorité du bouquet par rapport aux inflorescences.

a. Activité alimentaire en fonction de l'espèce graminéenne.

Pour mettre en évidence l'importance de l'espèce graminéenne, nous comparons le nombre de fèces produits en 24 heures par des mâles et par des femelles nourris soit de *Cynodon d.*, soit d'*Hyparrhenia r.*, pour chaque jour d'observation (figure 8). Les conditions de milieu ayant été très variées pendant la durée des essais, l'activité alimentaire a, elle aussi, été très différente quantitativement. Chaque jour d'expérience est considéré comme une épreuve particulière. De l'étude de la figure 8, il ressort que :

- les mâles produisent moins de fèces que les femelles,
- le nombre de fèces produits par les deux sexes est légèrement plus élevé sur *Cynodon d.* que sur *Hyparrhenia r.* Le rapport du nombre moyen de fèces de *Cynodon d.* sur celui d'*Hyparrhenia r.* est de 1,2. Il est le même pour les mâles et pour les femelles.
- les droites de régression indiquent que pour les femelles, les différences de consommation vis-à-vis de ces deux graminées présentées séparément se maintiennent, que l'activité alimentaire soit réduite ou forte. Par contre, pour les mâles, la quantité d'*Hyparrhenia r.* ingérée semble augmenter plus vite que sur *Cynodon d.* en cas de forte activité alimentaire. Toutefois, ces différences sont faibles.

Ainsi, quand le *Locusta m.c.* dispose de l'une ou de l'autre de ces 2 graminées, il en consomme en grande quantité, en montrant un plus grand appétit pour *Cynodon d.*

Si à présent, les imagos *Locusta m.c.* disposent à la fois de *Cynodon d.* et d'*Hyparrhenia r.*, les fèces sont composés d'une seule graminée ou des deux ensemble. Nous comparons la quantité de fèces monospécifiques de *Cynodon d.* par rapport à celle d'*Hyparrhenia r.* d'une part (figure 9) et la relation entre les variations du nombre de fèces mixtes et du nombre de fèces monospécifiques d'autre part (figure 10).

L'examen du rapport existant entre le nombre de fèces composés de *Cynodon d.* et ceux d'*Hyparrhenia r.* lorsque les imagos ont le choix (figure 9) révèle que :

- les criquets montrent une très forte préférence pour *Cynodon d.* bien qu'ils continuent à ingérer de l'*Hyparrhenia r.*
- les mâles consomment 4,4 fois plus de *Cynodon d.* que d'*Hyparrhenia r.* En comparaison, le même rapport pour les femelles est de 3,0. On en conclut que les mâles ont un goût plus prononcé pour *Cynodon d.* que les femelles.
- une relation existe pour les mâles entre le nombre de fèces composés de *Cynodon d.* et ceux formés d'*Hyparrhenia r.*, à partir d'une production moyenne de

Figure 8. Comparaison du nombre de fèces produits chaque jour par des imagos mâles et femelles nourris soit de *Cynodon d.*, soit d' *Hyparrhenia r.*

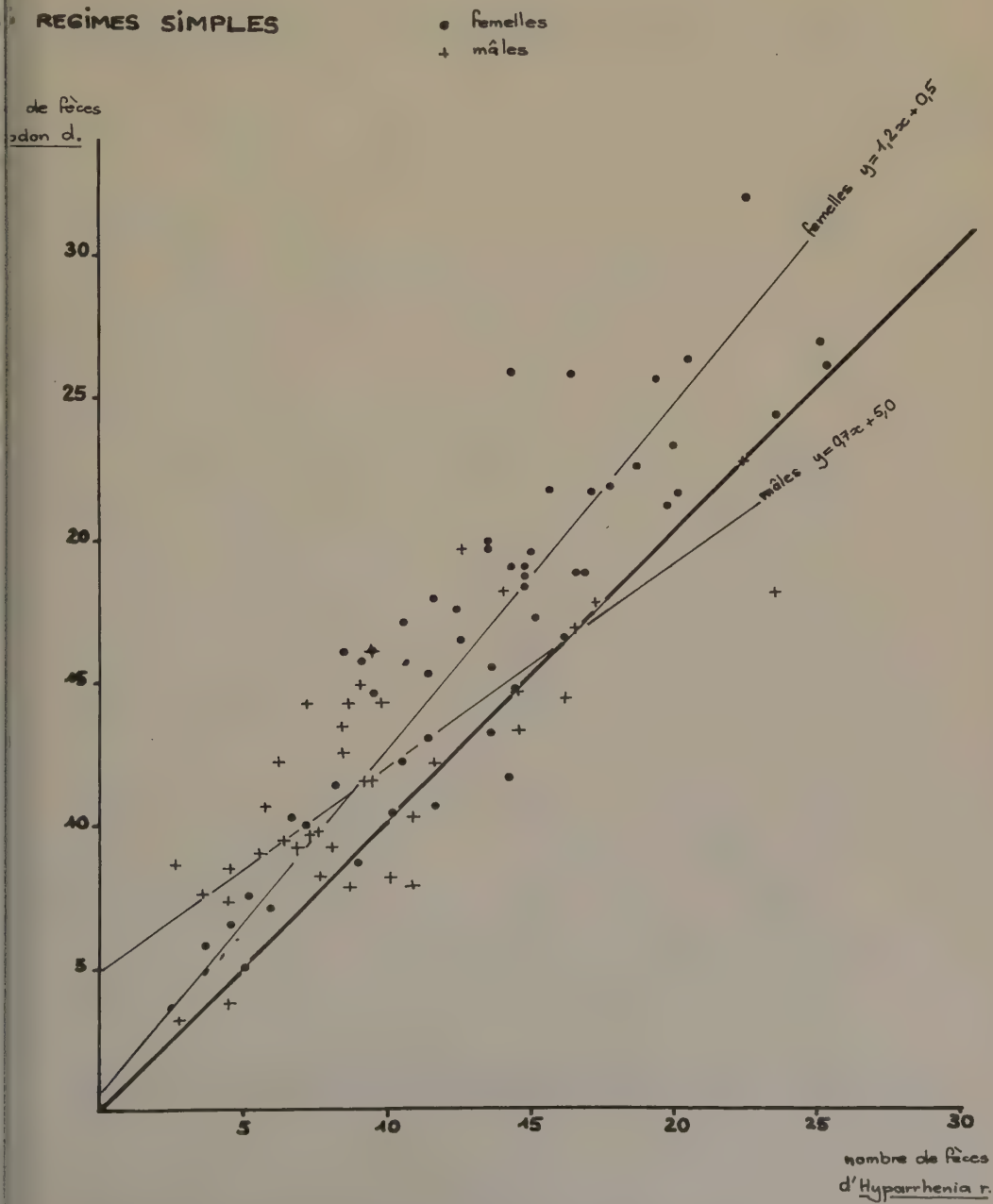
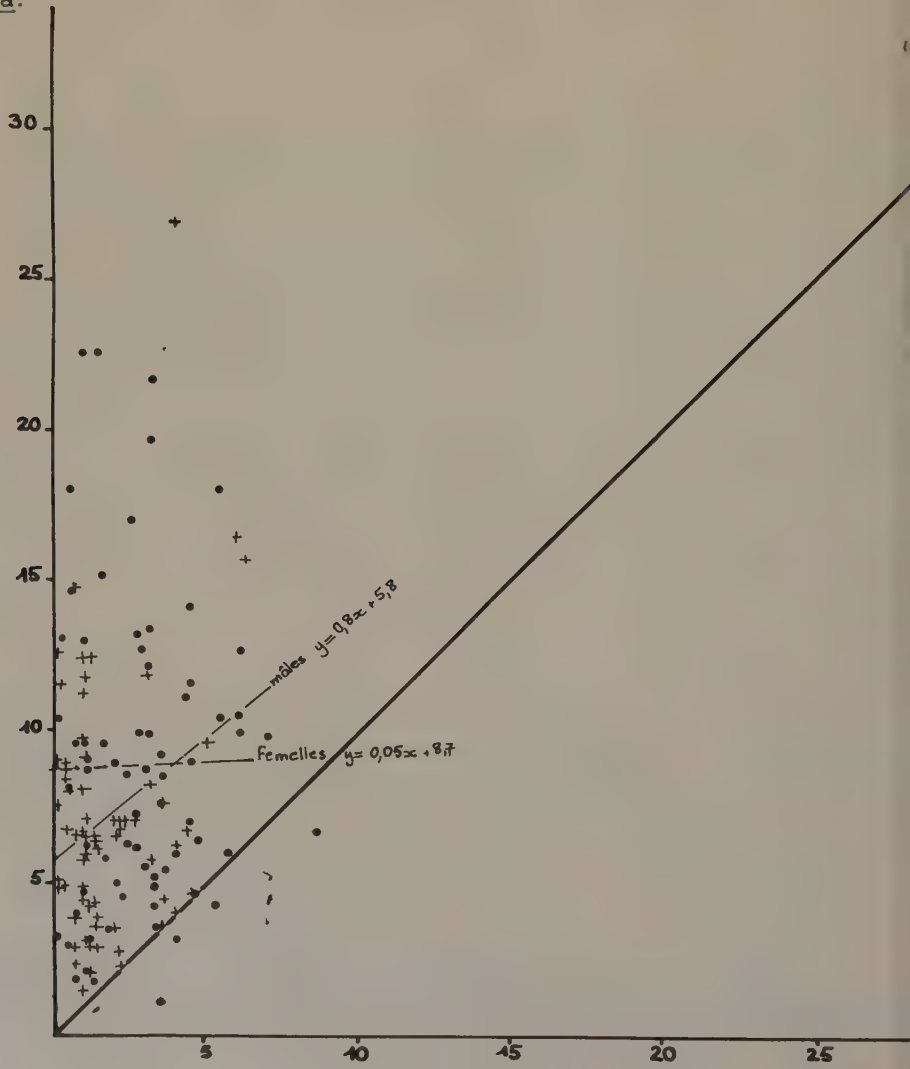


Figure 9. Comparaison du nombre de fèces monospécifiques produits chaque jour par des imagos mâles et femelles nourris de *Cynodon d.* et d' *Hyparrhenia r.*

REGIME MIXTE . fèces monospécifiques .

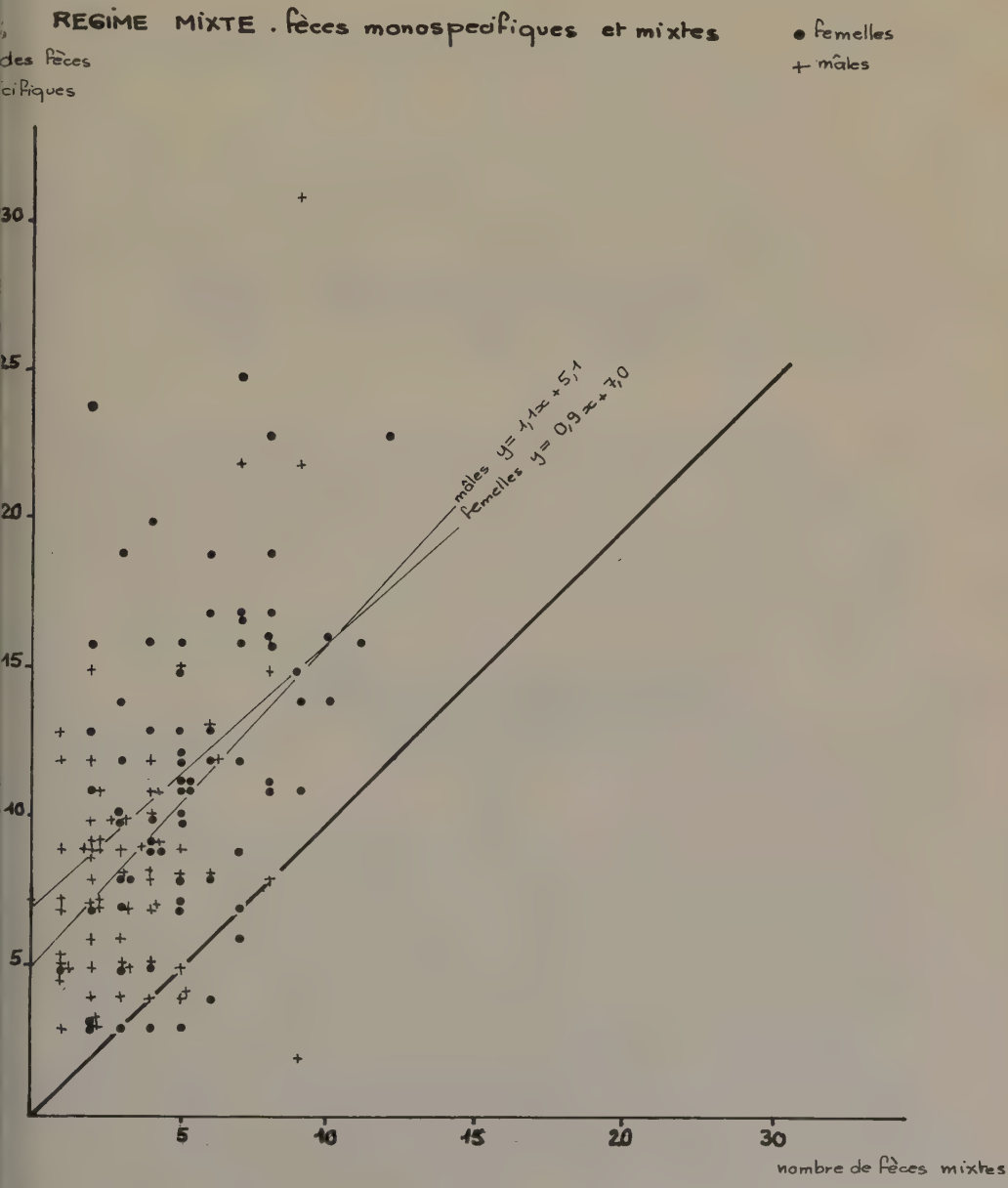
● femelles
+ mâles

nombre de fèces
de *Cynodon d.*



nombre d
d' *Hyparrhenia r.*

Figure 10. Comparaison du nombre de fèces monospécifiques et du nombre de fèces mixtes produits chaque jour par des imagos mâles et femelles nourris de *Cynodon d.* et d' *Hyparrhenia r.*



6 fèces de *Cynodon d.* Pour les femelles, il n'y a pas de corrélation entre ces deux variables. Le nombre de fèces d'*Hyparrhenia r.* est toujours faible mais ses variations sont indépendantes du nombre de fèces de *Cynodon d.*

— les fèces d'*Hyparrhenia r.* les plus nombreux sont observés dans le cas d'une activité alimentaire moyenne sur *Cynodon d.*

Ainsi, la possibilité d'un choix entre deux graminées révèle les préférences alimentaires du *Locusta m.c.* alors qu'en régime simple, le nombre de fèces produits sur chaque graminée diffère beaucoup moins.

Les fèces mixtes sont formées de *Cynodon d.* et d'*Hyparrhenia r.* dans des proportions très variables d'un égesta à l'autre. Leur composition moyenne (établie après examen au microscope) est de 78 % de *Cynodon d.* contre 22 % d'*Hyparrhenia r.* Les différences entre mâles et femelles sont faibles.

Dans la figure 10, nous avons représenté la relation existant entre le nombre de fèces monospécifiques et le nombre de fèces mixtes produits chaque jour par les criquets nourris du mélange des deux graminées. Nous remarquons que :

— la dispersion des données est forte, ce qui laisse supposer une relation peu nette entre ces deux variables.

— nous constatons cependant que les droites de régression calculées sont sensiblement identiques pour les mâles et pour les femelles. Elles indiquent qu'au delà d'une certaine production de fèces monospécifiques (5 pour les mâles, 7 pour les femelles), la probabilité de produire des fèces mixtes augmente en fonction de la production des fèces simples. En d'autres termes, plus l'activité alimentaire s'accroît et plus le nombre de fèces mixtes est élevé.

— toutefois, les fèces monospécifiques sont toujours plus nombreux. Les mâles en produisent 2,6 fois plus que de fèces mixtes, soit un peu plus souvent que les femelles (2,2 fois).

En conclusion, le criquet migrateur préfère nettement *Cynodon d.* à *Hyparrhenia r.* quand il a le choix, bien que cette dernière graminée soit toujours consommée. En régime simple, la différence de valeur appétissante se traduit par une consommation moins grande d'*Hyparrhenia r.* Nous vérifions ainsi les conclusions faites au cours des premiers essais alimentaires. La stabilité des préférences est remarquable en regard des situations météorologiques très diversifiées qui se sont réalisées pendant la durée de l'expérience. Les mâles ont des préférences plus accusées pour *Cynodon d.* que les femelles.

b. Influence de la température et de l'humidité relative de l'air.

L'évolution journalière du nombre moyen de fèces produits par les imago mâles et femelles nourris de *Cynodon d.* seule, d'*Hyparrhenia r.* seule, ou du mélange des deux espèces est représentée dans la figure 11, en référence à l'évolution de la température en insectarium.

Durant l'expérimentation, la température augmente rythmiquement. Des baisses ont lieu tous les 7 à 10 jours et ne durent guère plus de 24 heures. Les températures élevées peuvent se maintenir plusieurs jours consécutifs.

En régime simple, nous constatons une diminution très importante du nombre de fèces le jour même du refroidissement, chez les mâles comme chez les femelles, nourris de *Cynodon d.* ou d'*Hyparrhenia r.* Plus les baisses de température sont accusées et plus le nombre de fèces quotidiennement émis est réduit. Au dessus de 23°C, le facteur thermique est moins contraignant. En cas de réchauffement, l'augmentation du nombre des fèces est très rapide. Ces réponses sont plus nettes chez les femelles que chez les mâles. Par ailleurs, les diagrammes concernant les mâles sont très hétérogènes. Ceci s'explique par la plus faible longévité des mâles par rapport à celle des femelles dans nos conditions d'élevage.

Figure 11. Variations journalières du nombre moyen de fèces produits par les imagos mâles et femelles en fonction du régime alimentaire et de la température ambiante.

A. REGIMES SIMPLES.

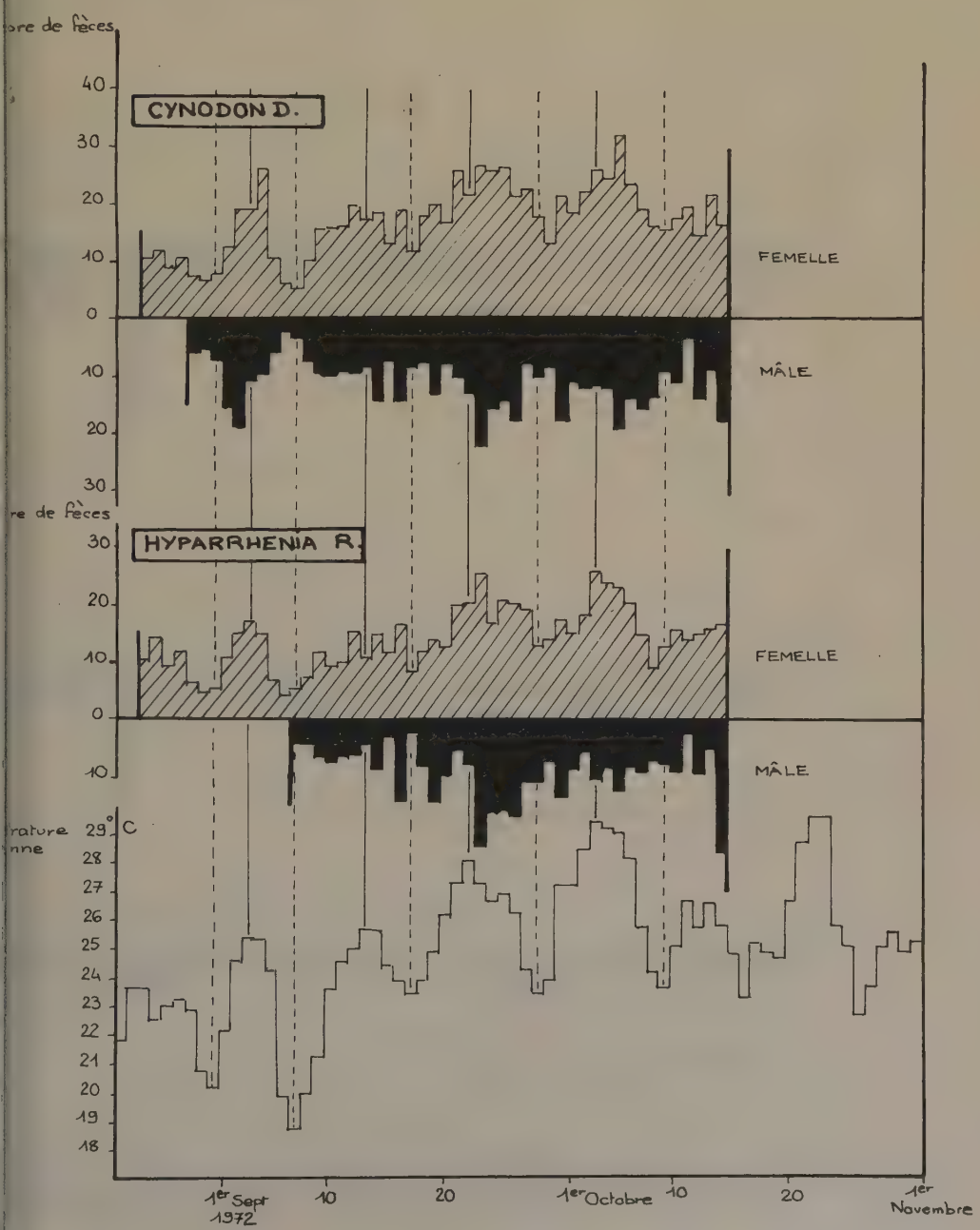
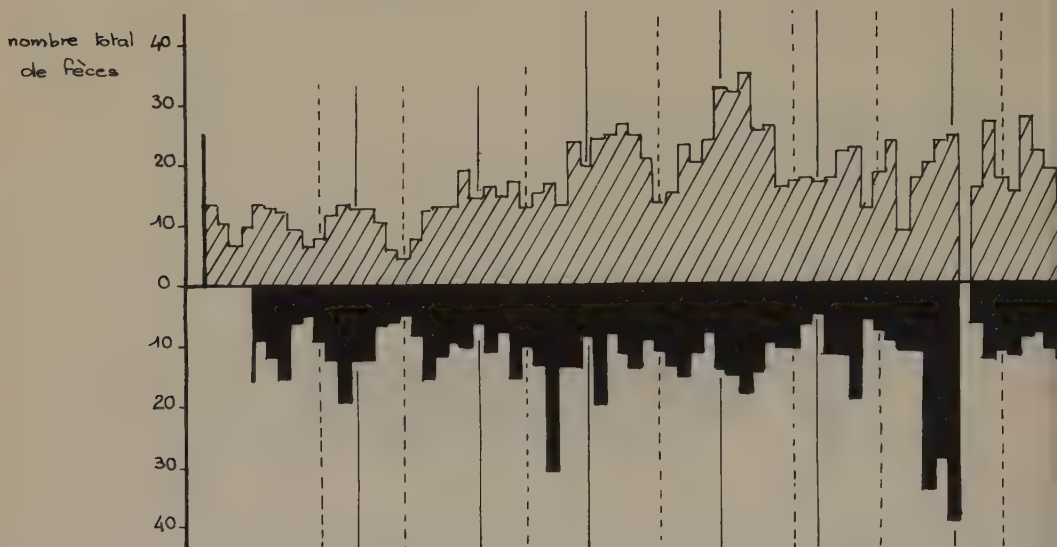


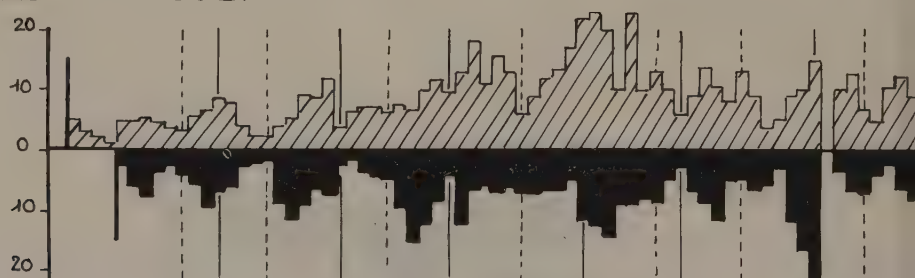
Figure 11.

B. REGIME MIXTE

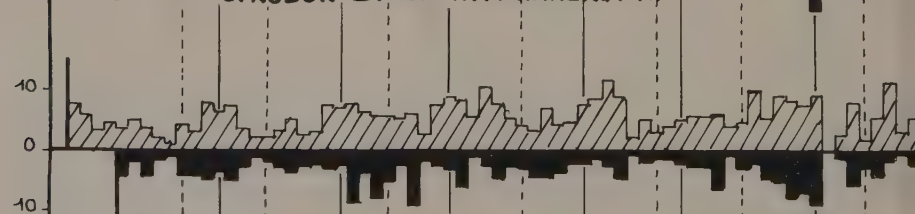


nombre de fèces
selon leur
composition.

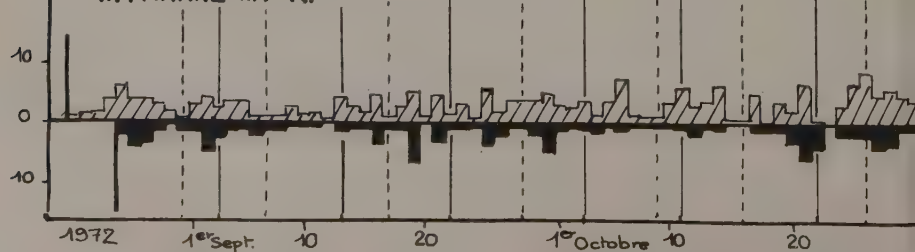
CYNODON D.



MÉLANGE CYNODON D. ET HYPARRHENIA R.



HYPARRHENIA R.



1972

1^{er} Sept.

10

20

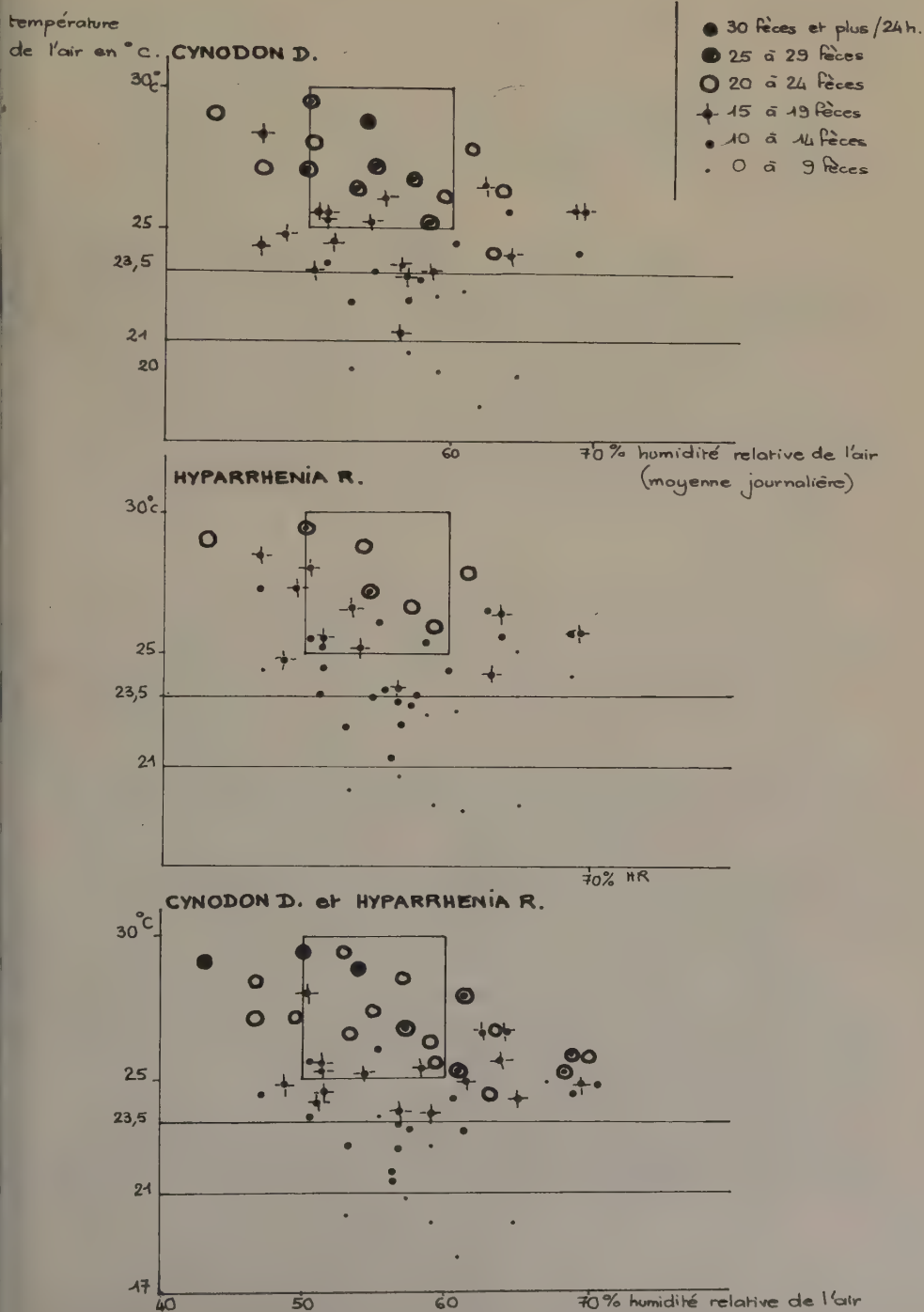
1^{er} Octobre

10

20

1973

Figure 12. Influence de la température et de l'humidité relative sur la production de fèces par des imagos femelles alimentés de *Cynodon d.*, d'*Hyparrhenia r.* ou des deux à la fois.



En régime mixte, nous avons représenté l'évolution journalière du nombre moyen de fèces en fonction de leur composition (fèces monospécifiques et fèces bispécifiques). On peut faire sensiblement les mêmes remarques que précédemment sur l'influence de la température, à ceci près que les seuils d'activité nutritionnelle sont différents. A 26°C, on décompte 15 fèces par jour sur *Hyparrhenia r.*, 14 sur le mélange *Cynodon d.* et *Hyparrhenia r.* et 19 sur *Cynodon d.* A 29°C, 26 fèces sont produits sur *Hyparrhenia r.* et sur *Cynodon d.*, alors que sur le mélange, le nombre de fèces est de 31 par jour. En cas de refroidissement sévère, les ailés subissent un jeûne partiel. Si la situation se prolonge, on observe une augmentation du nombre de fèces indiquant une reprise d'activité alimentaire. Le diagramme du nombre de fèces constitués uniquement d'*Hyparrhenia r.* est très hétérogène avec un maximum de 8 fèces quotidiens. Les variations ne sont d'ailleurs pas toutes en rapport avec les perturbations thermiques. Les mâles ont une évolution sensiblement symétrique à celle des femelles, la différence étant surtout quantitative. Le nombre de fèces mixtes augmente pendant les jours froids, ce qui est la conséquence d'une durée de prise de nourriture plus courte et d'une stase intestinale prolongée.

Pour étudier les effets combinés de la température et de l'humidité relative, nous avons indiqué dans la figure 12, pour chaque combinaison thermo-hydrigue, les classes suivantes du nombre de fèces : 0 à 9, 10 à 14, 15 à 19, 20 à 24, 25 à 29, 30 et plus dans les trois régimes expérimentés.

On remarque la prépondérance du facteur thermique sur le facteur hygrométrique, ce qui s'explique aisément puisque les graminées utilisées sont toujours bien turgescentes. Le nombre de fèces augmente surtout en fonction de la température. Du point de vue humidité, on peut considérer qu'il n'y a pas d'effet important entre 40 et 70 %. Par contre, dans la nature, ce facteur peut avoir un rôle non négligeable car les variations journalières de l'humidité relative sont beaucoup plus accentuées qu'en insectarium.

c. Influence du sexe.

L'influence du sexe sur l'activité alimentaire est établie par trois critères :

- le rapport entre le nombre de fèces produits quotidiennement par les femelles et celui des mâles,
- le poids moyen d'un fèces,
- la quantité mensuelle d'egestas.

Lorsque les imagos consomment soit du *Cynodon d.*, soit de l'*Hyparrhenia r.*, les femelles produisent 1,5 fois plus de fèces que les mâles quelle que soit la graminée. Mises en présence de ces deux plantes, les femelles produisent 1,3 fois plus de fèces de *Cynodon d.* et 1,8 fois plus de fèces d'*Hyparrhenia r.* que les mâles. Cette différence est due aux préférences alimentaires distinctes pour les deux sexes. En ce qui concerne les fèces mixtes, les femelles en font 1,6 fois plus que les mâles. Il est finalement assez frappant de constater la régularité des différences quant au nombre de fèces produits chaque jour par les deux sexes.

La différence de poids entre les fèces des mâles et ceux des femelles dépend davantage du sexe que du régime alimentaire (tableau 19). Les fèces d'*Hyparrhenia r.* sont un peu plus lourds que ceux de *Cynodon d.* dans les deux sexes. Par contre, les fèces des femelles pèsent 2,5 fois plus que ceux des mâles.

Nous utilisons ces données pour calculer le poids moyen mensuel des fèces produits par des ailés mâles et femelles nourris de chacune des deux graminées expérimentées (tableau 20).

Tableau 19. Poids moyen d'un fèces de *Cynodon d.* et d'*Hyparrhenia r.* produits par des criquets adultes mâles et femelles.

	<i>Cynodon d.</i>		<i>Hyparrhenia r.</i>	
	Effectif	Poids moyen d'un fèces	Effectif	Poids moyen d'un fèces
Mâles	3972 fèces	3,7 mg	2319 fèces	4,2 mg
Femelles	2794	9,9	2892	10,3

Tableau 20. Poids total mensuel des fèces produits par des criquets mâles et femelles nourris de *Cynodon d.* et d'*Hyparrhenia r.*

	<i>Cynodon d.</i>		<i>Hyparrhenia r.</i>	
	Effectif	Poids total mensuel	Effectif	Poids total mensuel
Mâles	2813 fèces	10,4 g.	1757 fèces	7,4 g.
Femelles	5358	53,3	3431	35,3

Le poids total des fèces produits par les femelles nourries d'*Hyparrhenia r.* pendant un mois représente 66,2% de celui des fèces des femelles élevées sur *Cynodon d.* La même comparaison chez les mâles donne 71,1 %. Pour un même régime alimentaire, le rapport du poids des fèces émis par les mâles sur celui des femelles est de 20 % lorsqu'il s'agit de *Cynodon d.* et de 21 % lorsqu'il s'agit d'*Hyparrhenia r.* Dans les deux régimes, les mâles participent donc en moyenne pour 1/5 du poids total des fèces produits par le couple. Ces résultats vont à l'encontre de ceux de DAVEY, 1954. NORRIS, 1954, 1959, 1961. CHEU, 1957. STRONG, 1967 qui ont établi que les mâles ne mangent presque pas au cours de la vie imaginale lorsqu'ils sont élevés au laboratoire.

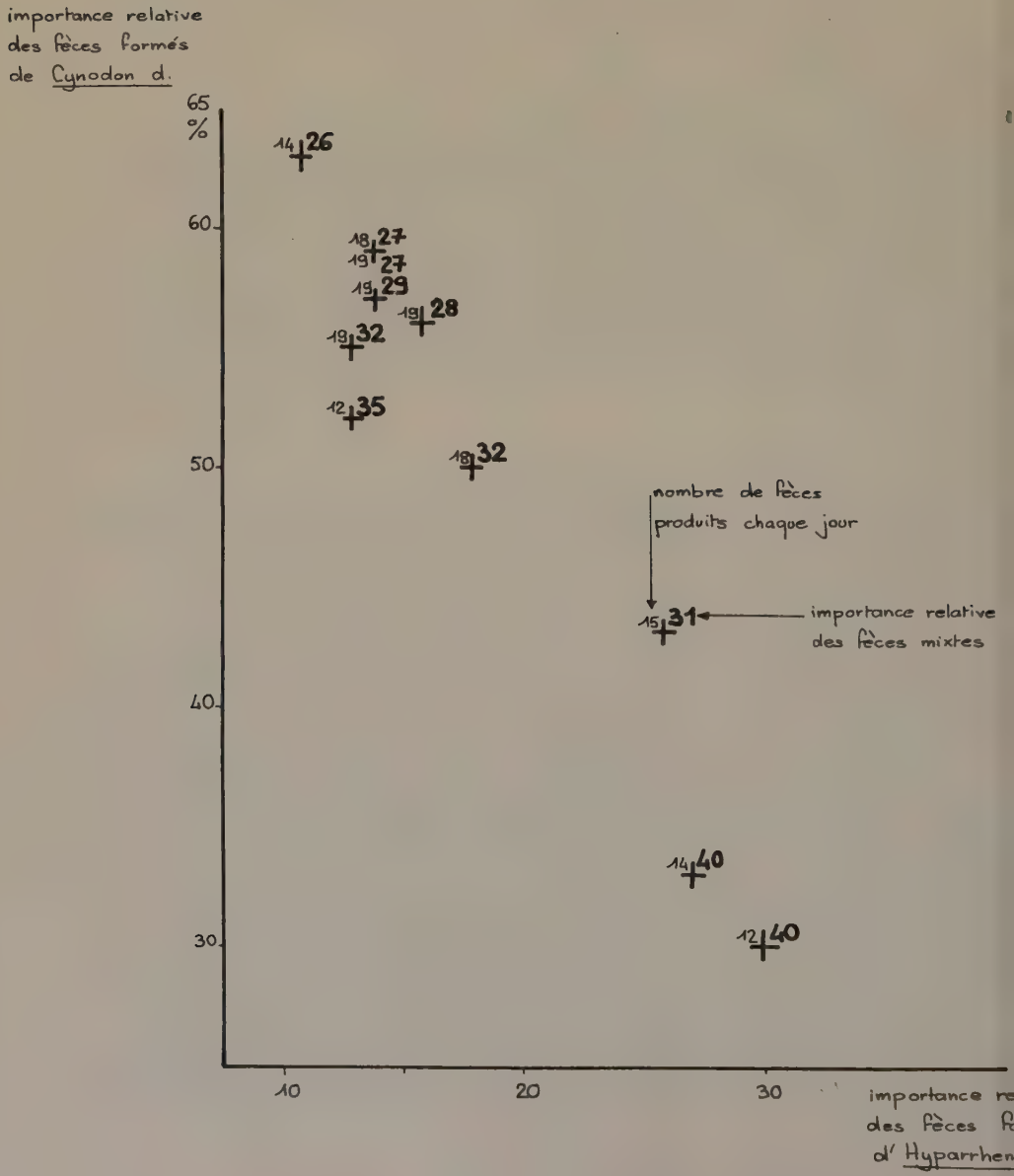
d. Variations individuelles.

Déjà en 1949, BRENIERE, JOVER et MALMANN insistent sur l'importance de la variabilité individuelle chez le *Locusta m.c.* Le type d'étude que nous effectuons nous permet d'en tenir compte.

Nous avons utilisé quatre paramètres pour caractériser chaque reproductrice nourrie d'un mélange de *Cynodon d.* et d'*Hyparrhenia r.* (figure 13). Sur les axes principaux du graphique, sont indiqués respectivement le pourcentage de fèces composés soit de *Cynodon d.* pur (en ordonnée), soit d'*Hyparrhenia r.* pur (en abscisse). Au point d'intersection, le pourcentage de fèces mixtes est indiqué. Nous avons également inscrit le nombre moyen de fèces émis chaque jour.

Nous constatons en premier lieu que l'hétérogénéité individuelle est assez importante : selon les individus, 30 à 60 % des fèces sont composés uniquement de *Cynodon d.* Pour les fèces formés d'*Hyparrhenia r.*, les variations vont du simple au double (15 à 30 %). Il est à noter que le pourcentage de fèces mixtes augmente quand l'importance des fèces monospécifiques formés de *Cynodon d.* diminue. On peut penser que ce phénomène s'explique par le fait que ces femelles consomment proportionnellement plus d'*Hyparrhenia r.* et ont une activité alimentaire plus faible puisque, auparavant, nous avons remarqué que les augmentations de prises de nourriture se font préférentiellement sur *Cynodon d.* Si l'on considère le nombre de fèces indiqué sur le graphique, on s'aperçoit que cette hypothèse n'est pas toujours vérifiée. Par conséquent, les femelles qui consomment plus d'*Hyparrhenia r.* ont des prises de nourriture moins longues, ce qui rend compte de la composition bispécifique des fèces. La possibilité d'un choix révèle donc bien les différences individuelles de comportement alimentaire.

Figure 13. Variations individuelles des préférences alimentaires de 11 imagos femelles mis en présence d'un mélange de *Cynodon d.* et d'*Hyparrhenia r.*



En conclusion, l'évolution du choix alimentaire au cours de la vie imaginale ne semble pas exister, du moins dans nos conditions expérimentales. Le régime paraît au contraire très stable, bien que différent d'un individu à l'autre. Nous avons pu observer de grandes variations de la consommation de chaque espèce végétale en fonction des conditions thermohydriques et du sexe des individus. L'aspect le plus original de cette étude est d'avoir pu établir les proportions relatives de chaque graminée consommée grâce à l'utilisation d'un marquage naturel des fèces selon leur composition.

3. Evolution du poids des fèces des femelles en fonction du régime alimentaire.

L'étude des variations quotidiennes du poids des fèces est entreprise sur 7 graminées différentes. Ce sont :

- *Aristida congesta barbicollis*,
- *Cenchrus ciliaris*,
- *Cynodon dactylon*,
- *Eragrostis cylindriflora*,
- *Heteropogon contortus*,
- *Hyparrhenia rufa*,
- *Panicum pseudovoeltzkowii*.

Toutes les graminées sont prises à l'état de floraison et présentées séparément. Chaque série expérimentale est formée de 5 couples (1 couple par cage «petit modèle»). Les fèces sont récoltées le matin, triées en fonction du sexe, et pesés une fois secs. Nous n'étudierons ici que les variations du poids des fèces des femelles tout au long de la vie imaginale. Dans tous les régimes, il est vérifié que le mâle produit en moyenne environ 20 % du poids total des fèces émis par le couple.

a. Caractères généraux de l'activité alimentaire des femelles.

Dans le tableau 21, nous indiquons le poids moyen quotidien des fèces produits par les femelles pendant toute la vie imaginale pour toutes les graminées utilisées. Pour celles qui permettent une production des œufs, le poids des egestas est calculé, de plus, en fonction des périodes pré-reproductive, reproductive et post-reproductive. Six graminées sur 7 permettent aux reproductrices d'avoir une activité génésique. *Hyparrhenia r.* assure seulement la survie des femelles, le fonctionnement ovarien est très réduit ou nul. La teneur en eau de chaque plante est aussi mesurée en début et en fin d'expérience (par rapport au poids frais).

Tableau 21. Influence de l'espèce graminéenne sur la quantité journalière de fèces produits par des femelles à diverses périodes de vie reproductive.

Graminées consommées	Teneur en eau mesurée en début et en fin d'expérience	Poids moyen des fèces produits chaque jour			
		toute la vie	période pré-rep.	période rep.	période post-rep.
<i>Eragrostis c.</i>	60-62 %	293 mg	380 mg	302 mg	86 mg
<i>Cynodon d.</i>	61-63 %	365	429	384	116
<i>Heteropogon c.</i>	59-60 %	416	489	414	260
<i>Aristida c.b.</i>	49-50 %	334	455	332	158
<i>Cenchrus c.</i>	66-77 %	218	254	267	126
<i>Panicum p.</i>	65-66 %	185	195	253	134
<i>Hyparrhenia r.</i>	54-56 %	284			

Nous pouvons remarquer que :

- il n'y a pas de relation entre la teneur en eau des graminées et la consommation qui en est faite par la femelle dans cette expérience,
- la quantité de fèces produits en moyenne durant la vie est sans rapport avec l'intensité de l'activité ovarienne. Ainsi, *Hyparrhenia r.* est bien consommée mais elle rend les femelles stériles alors que *Cenchrus c.* et *Panicum p.*, bien qu'ingérés en plus faible quantité, permettent une certaine production des œufs, comme nous le verrons plus loin.

- parmi les graminées compatibles avec la fonction de reproduction du *Locusta m.c.*, nous distinguons deux tendances :

- la première concerne les consommations effectuées sur *Eragrostis c.*, *Cynodon d.*, *Heteropogon c.* et *Aristida c.b.* On constate que la quantité de fèces en période reproductive est toujours inférieure à celle produite en période pré-reproductive. On peut distinguer en plus *Eragrostis c.* et *Cynodon d.* d'*Heteropogon c.* et *Aristida c.b.* en remarquant la différence d'activité alimentaire en période post-reproductive.

- la seconde s'observe pour *Cenchrus c.* et *Panicum p.* pour lesquels au contraire, le poids journalier des fèces pendant la période reproductive est plus élevé que celui pendant la période pré-reproductive.

Pour compléter et préciser ce premier classement des graminées, nous représentons dans la figure 14 l'évolution journalière moyenne du poids des fèces d'une femelle type en fonction du régime alimentaire.

Pour *Hyparrhenia r.*, le point de départ est la date de mue imaginale. Pour les autres séries expérimentales, le profil de l'évolution moyenne requiert une exploitation particulière des mesures individuelles. En effet, les 5 reproductrices appartenant à une même série n'évoluent pas de façon rigoureusement synchrone, surtout pour les dates de ponte. Aussi, nous prenons comme référence l'événement «ponte», puis nous décomptons pour chaque individu les jours précédant le dépôt de l'oothèque et les jours le suivant. Par exemple, le poids moyen des fèces émis le jour de dépôt de la première ponte (P1) est établi, puis celui du jour avant (P-1), deux jours avant (P-2) etc. jusqu'au moment où les moyennes portent sur moins de trois individus. On procède de même pour le décompte à partir du jour de décès, que les femelles pondent ou non.

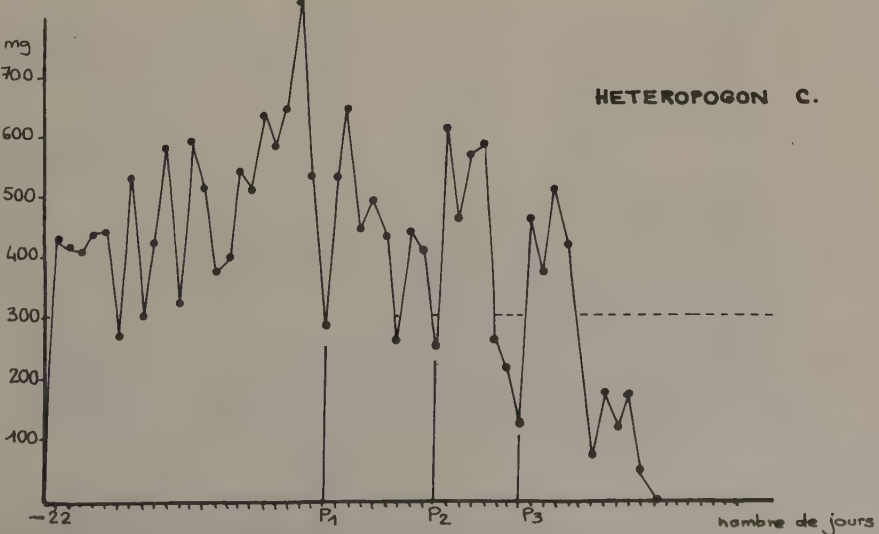
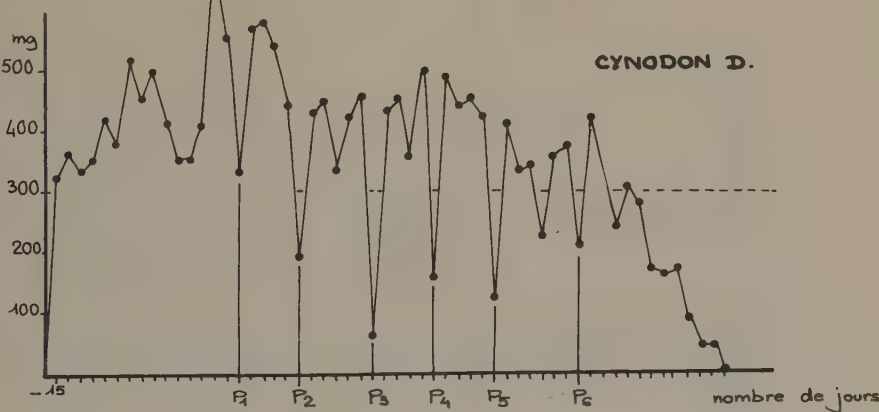
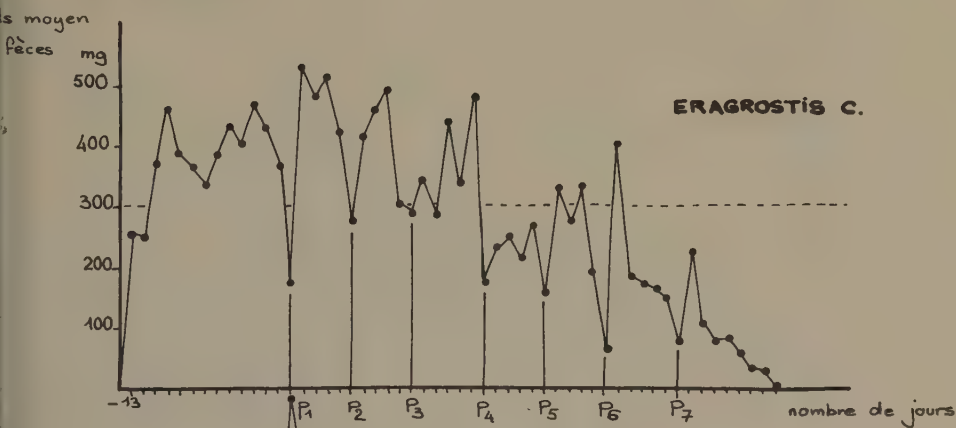
D'après cette représentation, nous pouvons dégager des faits généraux sur l'activité alimentaire, surtout dans le cas de graminées favorables à une activité génésique. Nous examinerons ensuite le cas d'*Hyparrhenia r.*

Pendant les 2 à 3 jours suivant la mue imaginale, le criquet migrateur s'alimente peu (cette partie de la courbe n'est pas toujours visible par ce mode de représentation. Une démonstration sera donnée plus loin dans l'étude du comportement alimentaire des larves de dernier stade). Ensuite, la quantité de fèces augmente plus ou moins régulièrement selon le régime. Quelques jours avant la ponte, l'activité alimentaire s'accroît à nouveau jusqu'à atteindre une valeur maximale, puis diminue sensiblement.

Entre le dépôt de la première à la dernière oothèque, les variations pondérales des fèces sont très importantes comme PHIPPS, 1950. CHEU, 1952. LE BERRE, 1953. STRONG, 1967 l'ont déjà observé au laboratoire. Les variations les plus importantes sont pratiquement toujours observées le jour de ponte, ce qui signifie que la femelle mange très peu à ce moment là. Le lendemain, elle s'alimente à nouveau, mais régulièrement moins que le deuxième jour où la consommation peut atteindre le niveau le plus élevé de toute la vie. La récupération alimentaire entre chaque ponte tend à diminuer au fur et à mesure du vieillissement de l'insecte. Très souvent la quantité de fèces baisse 1 à 2 jours avant la ponte suivante, selon des modalités comparables à celles que nous avons déjà vues au moment du dépôt de la première oothèque. Le caractère cyclique de l'activité alimentaire en fonction des périodes de ponte est moins net chez les femelles âgées que chez les femelles jeunes.

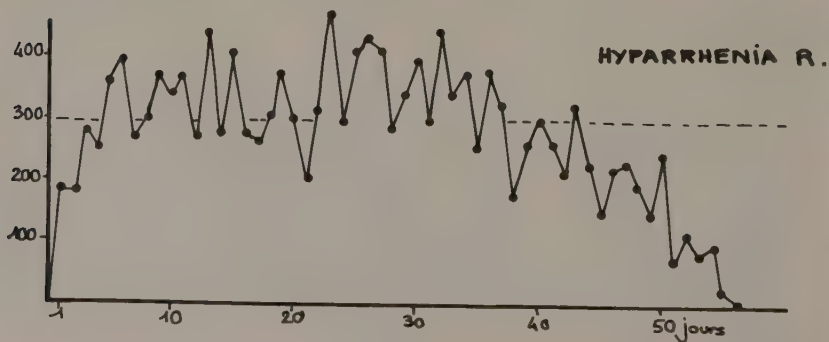
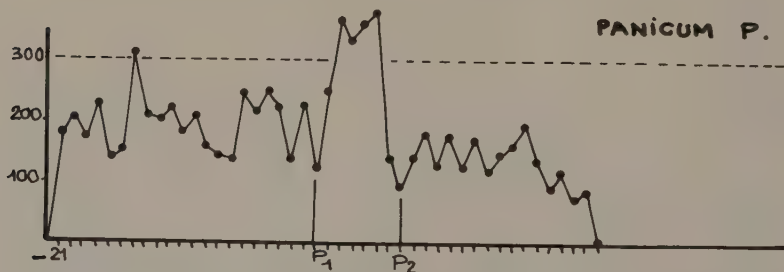
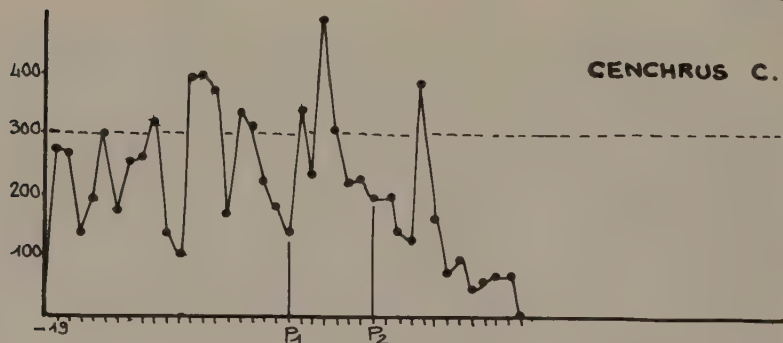
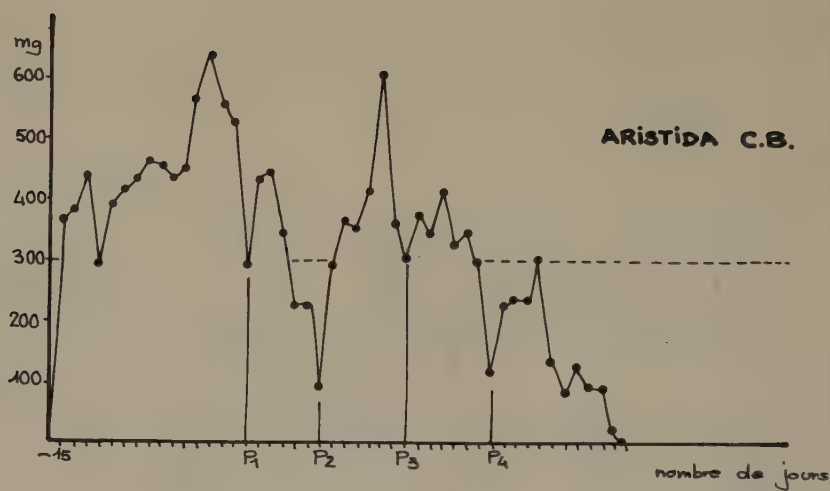
Figure 14. Evolution journalière du poids des fèces produits par les imagos femelles du criquet migrateur en fonction du régime alimentaire.

14 a.



14 b.

pois moyen
des fèces



La mort est toujours annoncée par une diminution de la quantité de fèces plus ou moins tôt selon les régimes. La période post-reproductive est généralement un peu plus longue que la durée d'une interponcte.

Si nous rapprochons à présent l'évolution du poids des fèces en fonction des cycles de ponte de la classification ébauchée précédemment, les graminées expérimentées se distribuent en 4 groupes différents :

Groupe 1 : *Eragrostis c.* et *Cynodon d.*

Graminées bien consommées permettant un nombre de pontes important (égal ou supérieur à 6). La quantité journalière de fèces est sensiblement égale ou supérieure à 300 mg (moyenne calculée sur toute la vie).

Groupe 2 : *Heteropogon c.* et *Aristida c.b.*

Graminées bien consommées, mais l'activité génésique est plus faible (3 à 4 pontes). La quantité journalière de fèces est supérieure à 300 mg.

Groupe 3 : *Cenchrus c.* et *Panicum p.*

Graminées peu consommées et nombre de pontes réduit à 2. La quantité journalière de fèces est inférieure à 250 mg.

Groupe 4 : *Hyparrhenia r.*

Graminée assez bien consommée, mais presque toutes les femelles sont stériles. La quantité journalière de fèces est comprise entre 250 et 300 mg.

b. Caractères particuliers à chaque graminée sur la production des fèces.

— Graminées du groupe 1.

L'effet de la consommation de graminées comme *Eragrostis c.* et *Cynodon d.* sur la production des fèces tout au long de la vie imaginale se caractérise ainsi :

— période pré-reproductive :

- pendant le temps de durcissement cuticulaire, augmentation rapide du poids des fèces ;
- durant la période de prévitellogenèse et de vitellogenèse, poursuite régulière de l'augmentation du poids des fèces ;
- avant le dépôt de la 1ère ponte : baisse de l'activité alimentaire 2 jours (*Cynodon d.*) à 3 jours (*Eragrostis c.*) précédant la ponte.

— période reproductive :

- les cycles d'activité alimentaire en fonction des cycles de ponte sont très nettes ;
- la quantité d'aliments ingérés durant les interpontes diminue légèrement à mesure que la femelle vieillit ;

— période post-reproductive :

- la baisse d'activité alimentaire apparaît 8 à 9 jours avant la mort.

— Graminées du groupe 2.

— période pré-reproductive :

- augmentation variable du poids des fèces pendant la période de durcissement cuticulaire, plus visible sur *Aristida c.b.* que sur *Heteropogon c.* ;
- ensuite, l'accroissement du poids des egestas peut être régulier (*Aristida c.b.*) ou en « dents de scie » (*Heteropogon c.*) pendant la phase de vitellogenèse. Mais finalement, la quantité d'aliments ingérés augmente ;
- la baisse d'activité alimentaire avant le dépôt de la 1ère ponte est toujours très nette. Elle est précédée par une période de consommation intense.

- période reproductive :
 - les cycles d'activité alimentaire en fonction des pontes sont moins réguliers que dans le groupe 1 ;
- période post-reproductive :
 - la diminution de la production de fèces annonçant la mort est visible, mais on constate auparavant un cycle d'activité alimentaire similaire à celui observé pendant la période reproductive à la différence près qu'il n'y a pas de ponte.
- **Graminées du groupe 3.**
- période pré-reproductive :
 - augmentation du poids des fèces peu importante pour *Panicum p.*, marquée par des oscillations parfois fortes de l'activité alimentaire pour *Cenchrus c.*
 - la diminution de la production d'egestas avant la 1ère ponte commence 5 jours avant pour *Cenchrus c.*, 1 jour avant pour *Panicum p.*
- période reproductive :
 - l'activité alimentaire est plus forte en interponte qu'en période pré-reproductive ;
- période post-reproductive :
 - le poids des fèces peut se maintenir après la dernière ponte pendant une dizaine de jours (*Panicum p.*) puis il diminue très progressivement en fin de vie imaginale.
- **Graminée du groupe 4.**

L'évolution du poids quotidien des egestas produits par les femelles nourries d'*Hyparrhenia r.* est caractérisé par trois étapes :

- en début de vie imaginale, augmentation régulière de la quantité des fèces pendant les 5 à 6 premiers jours, donc pendant le temps de durcissement cuticulaire.
- au bout d'une semaine, un palier d'activité alimentaire moyen est atteint mais des oscillations apparaissent tous les 2 ou 3 jours. Ce plateau se maintient environ 3 semaines.
- ensuite, la quantité de fèces décroît peu à peu pendant 20 jours jusqu'à la mort de l'insecte.

Conclusions

Ces différentes expériences complètent les connaissances acquises sur les caractères de l'alimentation du criquet migrateur dans la nature en montrant que de nombreux facteurs modifient son comportement alimentaire. Les principaux faits établis sont les suivants :

- à l'intérieur de chaque gamme d'hygrotrophie, (milieu xérotrophe, mésotrophe et hygrotrophe), l'acridien préfère certaines graminées. Si les espèces les plus appétissantes de chaque milieu sont présentées ensemble, l'insecte effectue encore un choix très net. Il est important de remarquer que ce sont ces graminées préférées qui forment les faciès les plus communs des biotopes à *Locusta*.
- la consommation de l'insecte dépend de l'espèce graminéenne. Dans le cas où un choix est possible, les préférences alimentaires paraissent très stables au cours de la vie. Des facteurs externes (température, humidité relative de l'air) et des facteurs internes (variabilité individuelle ou liée au sexe) influencent quantitativement l'activité alimentaire.
- la consommation journalière dépend des graminées ingérées et de l'état physiologique des reproductrices. Les variations du poids des fèces sont particulièrement corrélées aux cycles de ponte et d'interponte.

B. ETUDE DU REGIME ALIMENTAIRE DES LARVES.

Le régime alimentaire des larves est étudié en insectarium en fonction de 4 thèmes de recherches :

- relativité de la valeur appétissante de chaque graminée,
- influence de l'état phénologique des graminées,
- influence de l'âge de la larve à l'intérieur d'un stade,
- influence de l'état phasaire des larves.

1. Relativité de la valeur appétissante des graminées.

Dans les essais réalisés sur les imagos, l'activité alimentaire dépend des combinaisons graminéennes. La valeur appétissante de chaque plante est donc fonction de l'espèce qui est fournie simultanément. Cette notion de relativité est particulièrement importante à préciser car, dans les conditions naturelles, le criquet se trouve presque toujours dans un contexte floristique complexe.

Les essais sont effectués sur des larves de 4^{ème} stade capturées dans la nature, pour évaluer la relativité de la valeur appétissante de 9 graminées différentes. Les espèces choisies se trouvent souvent dans les biotopes fréquentés par les larves. Ce sont :

Aristida congesta barbicollis,
Cenchrus ciliaris,
Cynodon dactylon,
Digitaria biformis,
Enneapogon cenchroïdes,
Eragrostis cylindriflora,
Heteropogon contortus,
Hyparrhenia rufa,
Panicum pseudovoeltzkowii.

Toutes les plantes sont très vertes, turgescents ; elles sont prélevées sur le terrain peu de temps avant l'expérience. Les graminées sont rassemblées 2 à 2 et l'on obtient 36 combinaisons différentes. Chaque mélange est offert à 5 larves mâles et 5 larves femelles séparées dans des cages différentes. Sur l'ensemble des fèces produits en 12 heures, 10 sont pris au hasard dans chaque cage et examinés au microscope. La proportion relative des plantes trouvées dans les égestas est indiquée en pourcentage dans le tableau 22. Le sens de la lecture est horizontal. Pour une combinaison donnée, trois indications sont fournies :

1^{er} pourcentage (souligné) : présence de la graminée indiquée horizontalement par rapport à la graminée offerte conjointement et figurée verticalement, indépendamment du sexe.

2^{ème} pourcentage : préférence des larves femelles.

3^{ème} pourcentage : préférence des larves mâles.

Ainsi, dans la combinaison *Aristida c.b.* et *Eragrostis c.*, *Aristida c.b.* entre pour 33 % dans la composition des fèces, les 67 % restant étant de l'*Eragrostis c.* S'il s'agit de femelles, les fèces sont composés de 35 % d'*Aristida c.b.* et de 65 % d'*Eragrostis c.* S'il s'agit de mâles, les fèces sont composés de 31 % d'*Aristida c.b.* et de 69 % d'*Eragrostis c.*

Si l'on prend comme critère de consommation le taux moyen de la présence d'une graminée dans les fèces indépendamment de l'espèce qui est fournie en même temps, on obtient la classification suivante :

- plus de 70 % : *Eragrostis c.*
- 50 à 70 % : *Heteropogon c.*, *Cynodon d.*, *Enneapogon c.*, *Aristide c.b.*, *Cenchrus c.*

- 30 à 50 % : *Hyparrhenia r.* et *Digitaria b.*
- moins de 30 % : *Panicum p.*

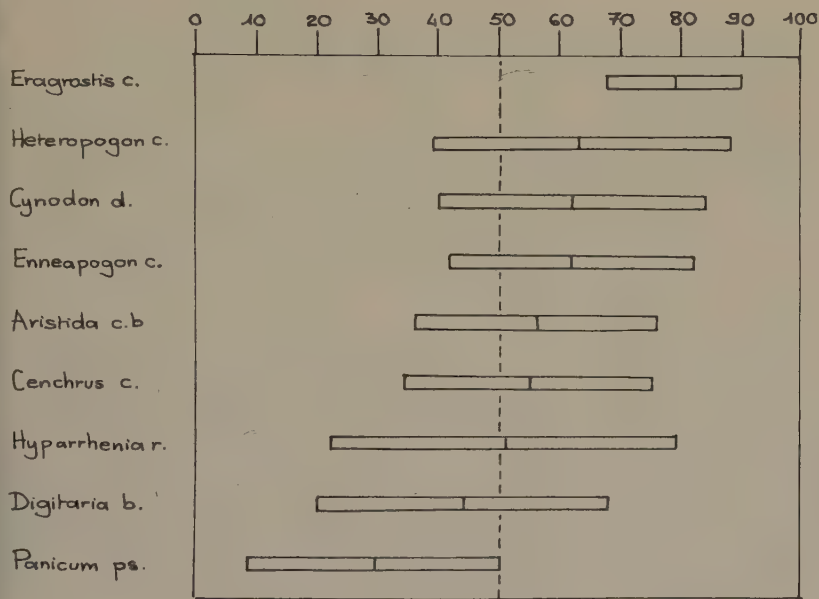
Tableau 22. Préférences alimentaires des larves de 4ème stade du criquet migrateur en fonction des combinaisons graminéennes.

	<i>Era</i>	<i>Hetero</i>	<i>Cyno</i>	<i>Ennea</i>	<i>Ari</i>	<i>Cen</i>	<i>Hypa</i>	<i>Digi</i>	<i>Pani</i>	Moyenne
<i>Eragrostis cylindriflora</i>	100	90	76	67	67	69	99	67	76	79 %
	100	90	62	45	65	95	100	65	77	78
	100	90	90	88	69	43	99	69	75	80
<i>Heteropogon contortus</i>	10	100	72	14	46	87	75	84	82	62
	10	100	75	18	47	81	80	99	81	63
	10	100	70	10	45	93	69	69	83	61
<i>Cynodon dactylon</i>	24	28	100	30	80	67	85	74	75	62
	38	25	100	30	80	74	85	77	50	62
	10	30	100	30	80	60	84	72	100	63
<i>Enneapogon cenchroides</i>	33	91	70	100	70	42	25	52	81	63
	55	92	70	100	90	25	40	70	100	71
	12	90	70	100	50	60	10	35	62	54
<i>Aristida congesta barbicollis</i>	33	54	20	30	100	49	65	76	72	55
	35	53	20	10	100	78	100	91	88	64
	31	55	20	50	100	20	30	61	55	47
<i>Cenchrus ciliaris</i>	31	13	33	58	51	100	60	64	82	55
	5	19	26	75	22	100	70	65	74	51
	57	7	40	40	80	100	50	63	89	58
<i>Hyparrhenia rufa</i>	1	25	15	75	35	40	100	92	80	51
	0	20	15	60	0	30	100	85	80	43
	1	31	16	90	70	50	100	100	80	60
<i>Digitaria biformis</i>	33	20	26	48	24	36	8	100	90	43
	35	10	23	30	9	35	15	100	90	38
	31	31	28	65	39	37	0	100	90	47
<i>Panicum pseudovoeltzkowii</i>	24	18	25	19	24	18	20	10	100	29
	23	19	50	0	12	26	20	10	100	30
	25	17	0	38	35	11	20	10	100	29

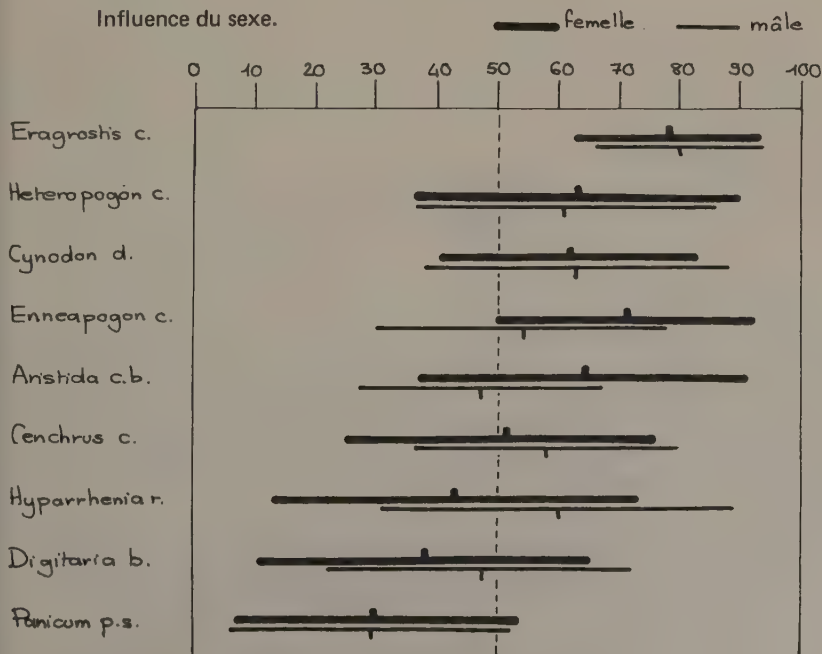
Etant donné que la consommation d'une graminée est un indice de sa valeur appétissante, nous pouvons qualifier celle d'*Eragrostis c.* de très bonne, celles d'*Heteropogon c.*, de *Cynodon d.*, d'*Enneapogon c.*, d'*Aristida c.b.* et de *Cenchrus c.* de bonnes, celles d'*Hyparrhenia r.* et de *Digitaria b.* de faibles, enfin celle de *Panicum p.* de très faible.

La stabilité de la valeur appétissante des 9 graminées expérimentées est indiquée dans la figure 15 par l'intervalle de confiance autour de la moyenne (test de Student au seuil de 95 %). Les variations les plus faibles sont observées pour *Eragrostis c.*, les plus fortes pour *Hyparrhenia r.* La stabilité de la valeur appétissante des autres graminées est intermédiaire.

Figure 15. A.
 Stabilité de la valeur appétissante de chaque graminée (intervalle de confiance exprimé en % au seuil de 95 %) pour les larves de 4ème stade du criquet migrateur.



B.
 Influence du sexe.



Les différences de comportement en fonction du sexe sont toujours faibles pour *Eragrostis c.*, *Heteropogon c.*, *Cynodon d.* et *Panicum p.* Les femelles préfèrent *Enneapogon c.* et *Aristida c.b.*, tandis que les mâles choisissent plutôt *Cenchrus c.*, *Hyparrhenia r.* et *Digitaria b.*

2. Influence de l'état phénologique des graminées.

En saison fraîche et sèche, les larves se trouvent en présence de graminées en chaume avec quelques repousses à la base des touffes des espèces pérennes. Il est certain que dans la nature, le criquet migrateur ingère des chaumes comme l'examen des fèces a permis de le constater (épaississement des parois cellulaires dans le cas des chaumes). Cependant, quelle est la proportion des feuilles vertes et celle des vieilles feuilles desséchées consommées lorsque l'insecte dispose du choix ?

Le principe de l'étude est simple : il s'agit d'offrir à des larves en cage un nombre limité de feuilles vertes (3 ou 4) et autant de feuilles sèches (chaumes) choisies de même taille. La graminée utilisée est *Heteropogon c.* car elle est bien consommée par le criquet, et le port des feuilles sèches, aussi rigide que celui des feuilles vertes est un bon support pour les larves. Les deux catégories de feuilles sont renouvelées toutes les 24 heures. Une appréciation à vue de l'importance relative des parties consommées est faite chaque jour. La quantité de nourriture offerte est toujours supérieure à celle qui peut être ingérée par les larves, même si elles consomment uniquement des feuilles vertes.

Dans un premier essai, nous suivons le choix alimentaire des larves tout au long de leur développement pour établir s'il y a accoutumance ou non à la consommation des feuilles sèches. La figure 16 montre le comportement alimentaire des larves mises en présence de feuilles vertes et de feuilles sèches et, pour chaque jour d'étude, le nombre de larves et le stade concernés.

Mises en expérience dès l'éclosion, les larves nouveau-nées consomment pendant les trois premiers jours uniquement des feuilles vertes. Elles ingèrent ensuite moins de 10 % de feuilles sèches chaque jour. Dans cet essai, 9 larves sur 10 meurent au premier stade, le reste des observations réalisées pendant 85 jours portent sur le dernier individu. Le développement très lent est dû au facteur thermique qui est limitant au moment de l'expérimentation (saison fraîche et sèche). Il est remarquable de constater que la quantité de feuilles sèches consommée demeure stable tout au long du développement larvaire. Elle représente 7 % de la quantité totale ingérée. Dans le détail, il semble que la larve au 2ème, 3ème et 4ème stade consomme un peu plus de chaume qu'au 1er stade (probablement à cause de la dureté des feuilles) et au 5ème stade (état physiologique critique). Il n'y a pas de relation entre le choix alimentaire et la période de mue ou d'intermue.

Dans un deuxième essai, nous présentons à 10 individus de chaque stade larvaire, soit un bouquet de feuilles vertes et de feuilles sèches, soit uniquement des feuilles desséchées dont une partie a été imbibée d'eau pendant une nuit. Cet essai est destiné à apprécier la part du facteur hydrique dans le choix du criquet. Nous effectuons 10 observations pour chaque stade larvaire et pour chacun des deux essais. Les résultats sont indiqués dans la figure 17.

Dans la partie supérieure du graphique (choix feuilles vertes - feuilles sèches), il apparaît que les larves consomment toujours très peu de chaumes : pas du tout au 1er stade, un peu au 2ème et au 3ème, davantage au 4ème et un peu moins au 5ème stade. Si le choix porte seulement entre chaumes secs et chaumes humides, les larves montrent à chaque stade une préférence pour les chaumes mouillées, surtout au premier stade. Ensuite, elles ingèrent de plus en plus de chaumes secs jusqu'au maximum de consommation observé au stade 4. Au stade suivant, les larves préfèrent les chaumes mouillés.

Dans la nature en saison sèche, les larves doivent rechercher activement les feuilles vertes bien qu'elles consomment toujours un peu de chaume. Le cas des larves de 5ème stade mérite une étude plus précise dans les conditions du laboratoire.

Figure 16. Comportement alimentaire de la larve du criquet migrateur en présence d'un mélange de feuilles vertes et de feuilles sèches d' *Heteropogon c.* au cours de son développement.

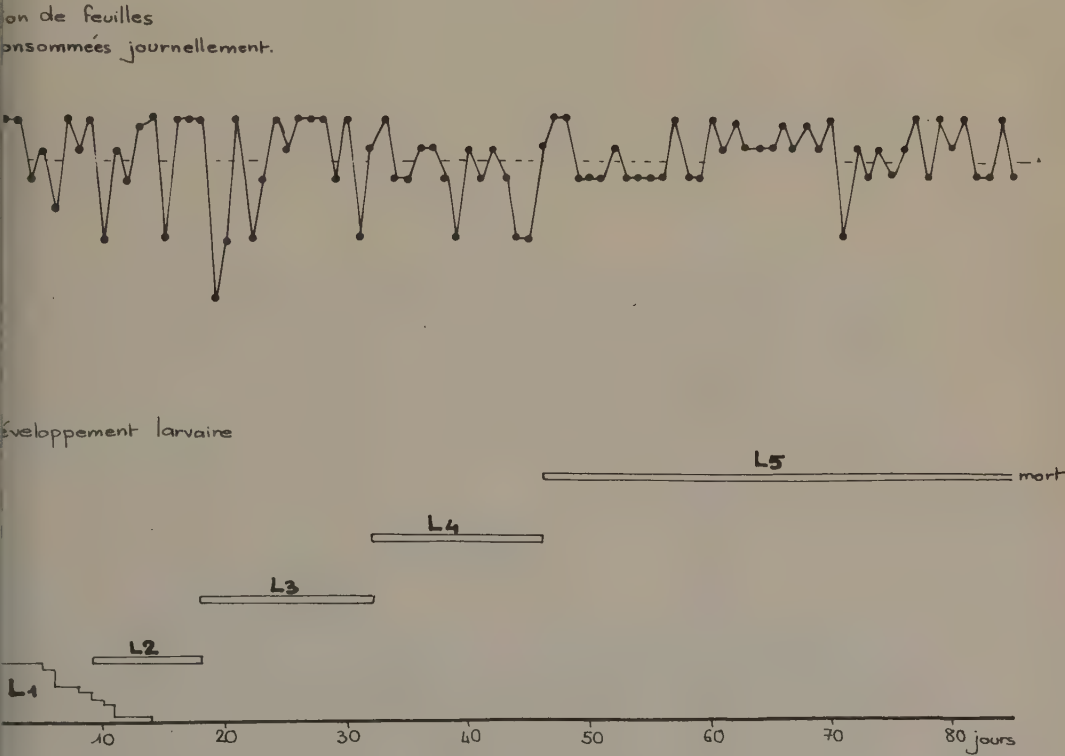
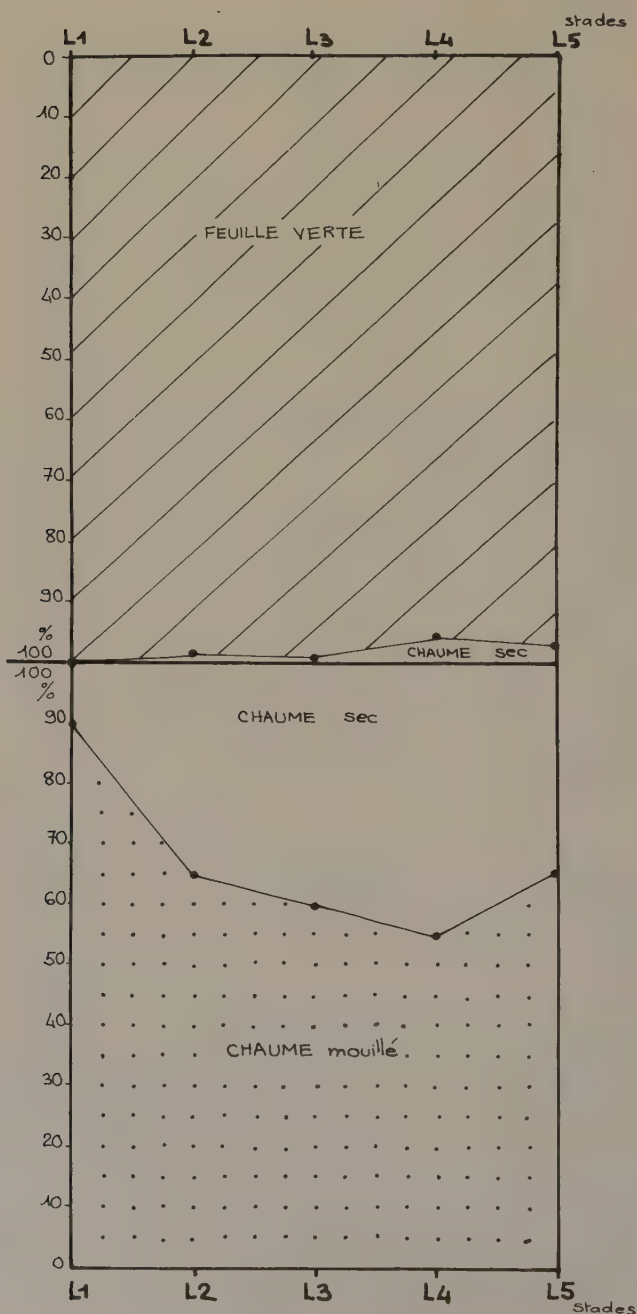


Figure 17. Evolution du régime alimentaire du criquet migrateur en fonction des stades larva lorsqu'il est mis en présence soit de feuilles vertes et de chaumes (feuilles sèches), soit de chaumes secs et de chaumes humidifiés.



3. Influence de l'âge de la larve à l'intérieur d'un stade.

Pour étudier l'influence de l'âge de la larve à l'intérieur d'un stade sur le nombre de fèces produits, nous avons suivi trois individus de dernier stade et de sexe femelle depuis la mue du 4ème au 5ème stade à la mue imaginale. Pour deux d'entre eux, les observations sont poursuivies chez l'imago. La graminée choisie pour cette expérience est *Heteropogon c.* Trois critères sont suivis :

- le nombre de fèces émis de l'aube au crépuscule (jour),
- le nombre de fèces émis du crépuscule à l'aube (nuit),
- le poids journalier des larves.

Les expériences ont lieu en saison fraîche et sèche (juillet à août 1973). Les résultats sont regroupés dans la figure 18.

Immédiatement après la mue conduisant au 5ème stade, la larve s'alimente peu. Deux ou trois jours sont nécessaires pour que l'activité alimentaire se stabilise. Pour les trois larves, la croissance pondérale est d'abord lente, puis devient plus rapide. Le nombre de fèces varie dans le même sens. La larve réduit son alimentation 6 à 7 jours avant la date de mue imaginale et l'interrompt totalement de 2 jours avant à 2 jours après la mue. La larve reste donc 4 à 5 jours sans se nourrir, ce qui se traduit par une perte de poids très importante se poursuivant 2 jours au moins après la mue imaginale. A cette saison et sur ce régime, les ailés obtenus ont beaucoup de mal à prendre du poids. Ils deviennent moins lourds que les larves de 5ème stade en fin d'évolution. Le nombre de fèces émis est à peine plus élevé. La variabilité du rythme nyctéméral d'émission des fèces est faible puisque pour l'individu A, le nombre de fèces produits de jour est 5,5 fois plus élevé que la nuit, 4,1 fois pour B et 5,4 pour C.

Ces expériences en conditions semi-naturelles vérifient l'importance des périodes de mue sur la quantité de nourriture ingérée, ce qui est un fait bien établi au laboratoire. Par ailleurs, les larves produisent des fèces non seulement le jour, mais aussi la nuit, bien qu'en quantité limitée (activité alimentaire réduite, stase intestinale prolongée).

4. Influence du caractère phasaire des larves.

Tous les essais effectués jusqu'à présent concernent des imagos et des larves en phase solitaire. Nous avons pensé utile de comparer les préférences alimentaires des larves solitaires issues de la nature avec celles des individus provenant d'élevages groupés. Ces derniers tendent à se rassembler spontanément. Ils ont un aspect *transiens congregans*. Le nombre de tubes séminifères et le nombre d'ovarioles de ces larves sont significativement différents de ceux de leurs parents (LAUNOIS, 1974 a).

Les régimes alimentaires expérimentés sont composés de 2 ou 3 graminées.

Eragrostis c. et *Aristida c.b.*,

Eragrostis c. et *Digitaria b.*,

Eragrostis c. et *Enneapogon c.*,

Cynodon d. et *Hyparrhenia r.*

Cenchrus c. et *Panicum p.*

Enneapogon c., *Cenchrus c.* et *Panicum p.*

Les graminées choisies sont fréquentes dans l'aire transitoire de multiplication et dans l'aire de densation (annexe 2. LAUNOIS, 1974 b) où peuvent avoir lieu des pullulations larvaires. Chaque série est composée de 5 larves femelles et de 5 larves mâles de 5ème stade, en phase solitaire ou groupée. Les deux sexes sont mis dans une même cage. La taille des fèces permet de savoir s'ils ont été produits par des mâles ou par des femelles. Les fèces sont collectés après 24 heures et 10 d'entre eux, prélevés au hasard pour chaque sexe, sont examinés. Les larves groupées sont élevées sur des graminées différentes de celles qui sont expérimentées ensuite.

Figure 18. Evolution quotidienne du poids de trois larves de 5ème stade (dont deux deviennent de jeunes imagos) et du nombre de fèces produits le jour et la nuit à partir d'une nourriture composée d' *Heteropogon contortus*.

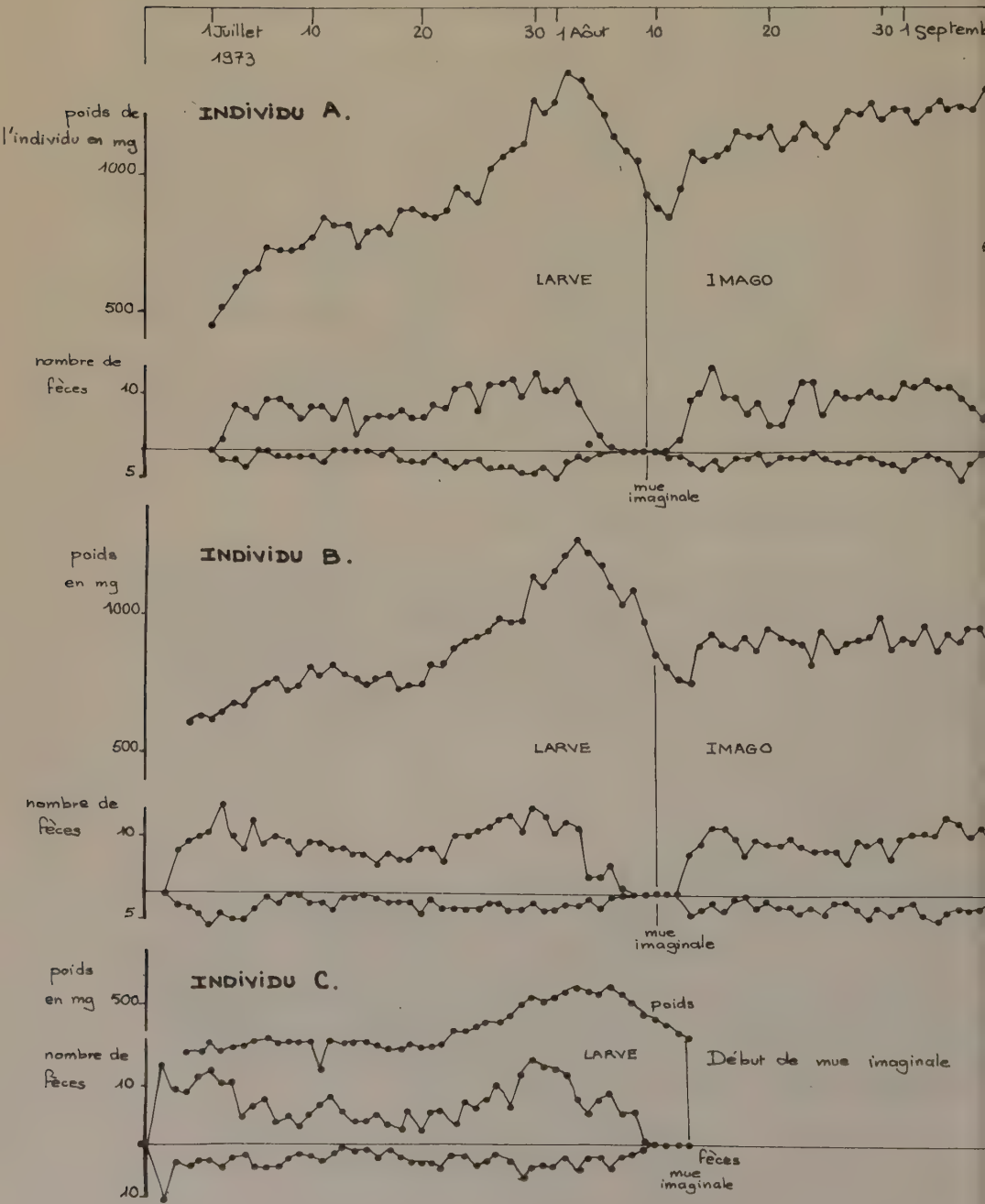


Tableau 23. Influence du caractère phasaire sur le choix alimentaire des larves de 5ème stade en insectarium.

Régimes alimentaires		TYPE SOLITAIRE			TYPE GROUPE		
		Femelles	mâles	Total %	Femelles	mâles	Total %
<i>Eragrostis c.</i>	(E)	3	9	60	5	4	45
<i>Aristida c.b.</i>	(A)	5	0	25	4	4	40
E + A		2	1	15	1	2	15
<i>Eragrostis c.</i>	(E)	3	6	45	7	7	70
<i>Digitaria b.</i>	(D)	5	3	40	3	3	30
E + D		2	1	15	0	0	0
<i>Eragrostis c.</i>	(E)	1	2	15	4	8	60
<i>Enneapogon c.</i>	(E)	8	8	80	6	2	40
E + E		1	0	5	0	0	0
<i>Cynodon d.</i>	(C)	7	9	80	6	10	80
<i>Hyparrhenia r.</i>	(H)	2	1	15	4	0	20
C + H		1	0	5	0	0	0
<i>Cenchrus c.</i>	(C)	9	3	60	6	8	70
<i>Panicum p.</i>	(P)	0	6	30	1	0	5
C + P		1	1	10	3	2	25
<i>Enneapogon c.</i>	(E)	5	2	35	6	1	35
<i>Cenchrus c.</i>	(C)	3	3	30	1	3	20
<i>Panicum p.</i>	(P)	1	2	15	0	1	5
E + C		0	1	5	2	1	15
C + P		0	1	5	0	2	10
P + E		0	0	0	0	1	5
C + E + P		1	1	10	1	1	10

D'après le tableau 23, le caractère phasaire des larves, peu accusé dans cette expérience, n'influe pas beaucoup sur le choix alimentaire puisque dans 5 combinaisons sur 6, la même graminée est choisie par les solitaires et par les groupés. *Eragrostis c.* est plus consommé qu'*Aristida c.b.* et *Digitaria b.* Mais *Enneapogon c.* est aussi très apprécié par les larves des deux phases. Si *Cenchrus c.* et *Panicum p.* sont présents, *Enneapogon c.* se place au même rang que *Cenchrus c.*, devant *Panicum p.* Dans la combinaison *Cynodon d.* et *Hyparrhenia r.*, le choix est très nettement en faveur de *Cynodon d.* Ce résultat rappelle les préférences alimentaires des imagos. Dans tous les cas, les fèces monospécifiques sont plus nombreux que les fèces mixtes.

Une différence importante apparaît entre solitaires et groupés si l'on considère les résultats en fonction du sexe. En effet, nous avons mis mâles et femelles ensemble et nous constatons que les deux sexes consomment beaucoup plus souvent les mêmes graminées à l'état groupé qu'à l'état solitaire. Cette coïncidence résulte d'une faculté d'imitation amenant les individus à copier leurs congénères et à se regrouper sur les mêmes plantes. Les différences entre la graminée la plus consommée et celle qui l'accompagne sont plus faibles dans le cas des larves groupées que dans celui des larves solitaires. La plus grande euryphagie des *transiens congregans* a souvent été signalée sur le terrain.

En résumé, les études des caractères de l'alimentation chez les larves ont permis de compléter les observations réalisées sur les adultes :

- la valeur appétissante d'une graminée dépend dans une certaine mesure de celles des autres espèces présentées simultanément, mais elles gardent une constance suffisante pour justifier un classement général ;
- si elles ont le choix, les larves consomment préférentiellement les feuilles vertes aux feuilles sèches. Elles ingèrent cependant régulièrement un peu de matière sèche même si elles ne sont pas limitées par la quantité de matière verte. Le comportement n'est pas tout à fait le même selon les stades larvaires. L'ingestion de feuilles vertes ne s'explique pas seulement par la plus forte teneur en eau par rapport aux chaumes ;
- l'indice d'activité alimentaire, mesuré par le nombre de fèces, démontre que la larve se nourrit peu ou pas du tout au moment des mues. 80 % des egestas sont produits de jour et 20 % de nuit ;
- les larves en phase solitaire ont les mêmes préférences alimentaires que les ailés lorsqu'elles sont mises en présence d'un choix de graminées. Il y a peu de différences en fonction du sexe. Les larves groupées sont moins exigeantes que celles de type solitaire. Elles ont surtout tendance à imiter leurs congénères dans leur comportement de prise de nourriture.

Conclusions

L'étude des caractères de l'alimentation du criquet migrateur a été effectuée simultanément dans la nature et en insectarium. Grâce à cette double approche, écologique et expérimentale, nous avons pu dégager progressivement les principaux facteurs intervenant sur la composition du régime alimentaire de l'acridien. La plupart de ces facteurs ont déjà été signalés dans la nature (GANGWERE, 1960. KENNEDY, 1965) et au laboratoire (RICHARD, 1965. SINOIR, 1965, 1968, 1969 a et b. QUEINNEC, 1973), mais nous pouvons maintenant les classer en fonction de leur importance pour le criquet migrateur. Afin de rester dans le domaine écologique, nous allons examiner les différentes possibilités alimentaires s'offrant à un imago au moment de son arrivée dans un biotope herbacé (tableau 24).

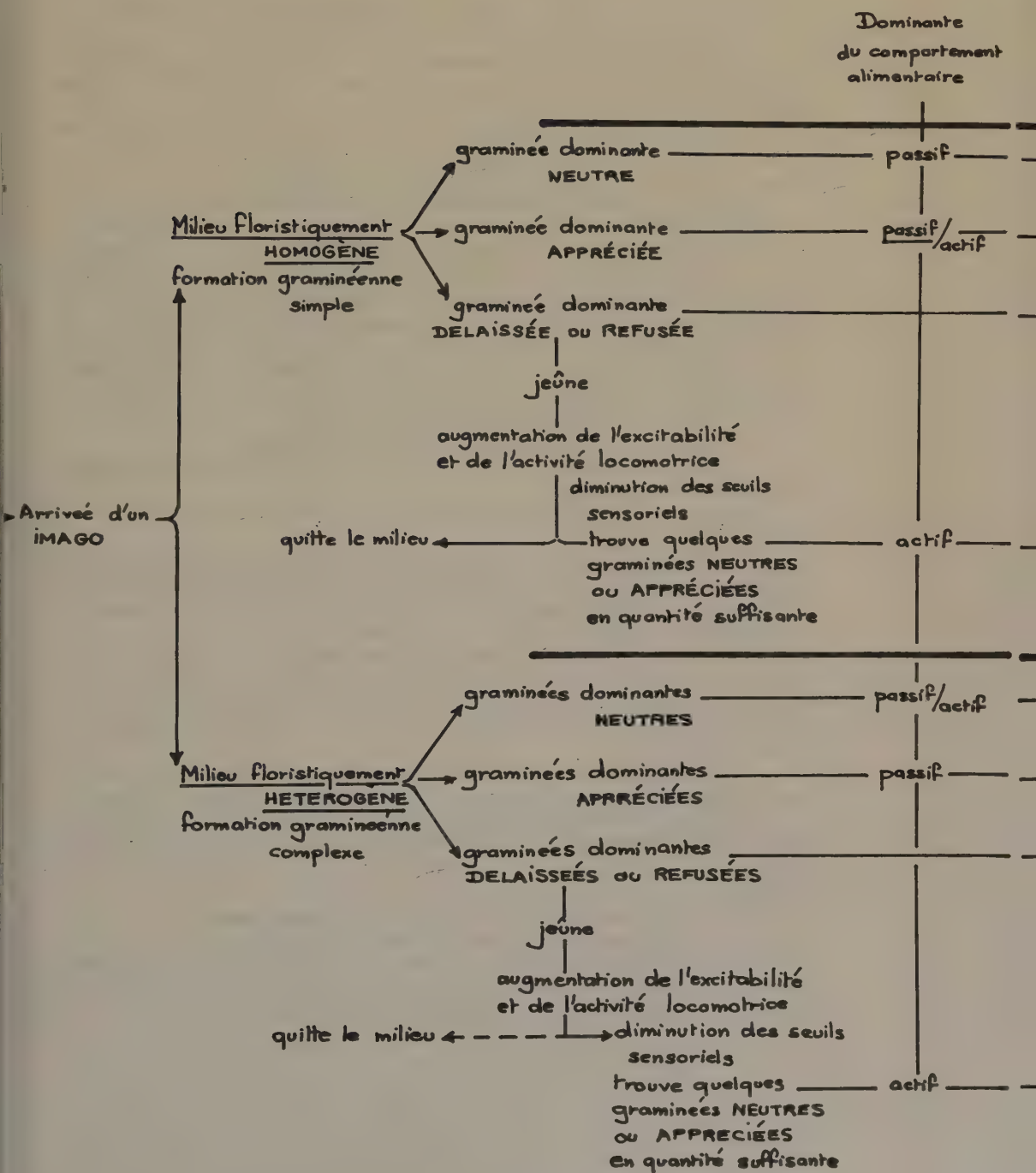
Les situations écologiques considérées sont les suivantes :

- milieu floristiquement homogène ou hétérogène,
- graminée(s) dominante(s) neutre(s)
appréciée(s)
délaissée(s) ou refusée(s).

Pour chaque possibilité, nous avons décrit les caractères principaux de l'alimentation du criquet migrateur par :

- son comportement de quête alimentaire : actif ou passif,
- la manifestation d'un choix, résultant de la possibilité d'exprimer ses préférences,
- le type de régime (simple ou complexe, c'est-à-dire composé d'une graminée nettement dominante ou de plusieurs graminées en proportions équivalentes, avec de nombreuses espèces occasionnellement ingérées),
- la durée moyenne des repas (elle est déduite de la proportion des fèces mixtes par rapport aux fèces monospécifiques),
- l'importance quantitative de la consommation des graminées (faible, moyenne ou forte indiquant en quelque sorte, la valeur appétissante générale de la formation herbacée),
- l'amplitude saisonnière des variations de la composition du régime,
- la fréquence de ces situations à Madagascar.

Tableau 24. Caractères généraux de l'alimentation du criquet migrateur dans la nature en fonction de la composition floristique du biotope.



Manifestation de choix alimentaire	Type de régime alimentaire	Durée des repas	Quantité ingérée	Amplitude des variations saisonnières du régime	Fréquence de réalisation de chaque situation à Madagascar
faible	simple	moyenne	moyenne	faible	peu fréquent
faible	simple (tendance monophage)	longue	forte	très faible	fréquent (Savane à <u>Heteropogon c.</u>)
		brève			rare
très forte	complexe	moyenne	moyenne	forte	très rare
modéré	complexe	longue	moyenne	forte	peu fréquent
faible	complexe à dominantes	longue	forte	faible	très fréquent (Fourré à <u>Acacia f.</u>) (Prairie à <u>Cynodon d.</u>)
		brève			rare
forte	complexe sans dominantes	moyenne	moyenne	forte	rare

Ce schéma est destiné à montrer que le régime alimentaire du *Locusta* dépend de la confrontation entre les caractères floristiques du biotope et les exigences alimentaires propres à l'insecte.

D'après les études réalisées sur le terrain, les facteurs du milieu classés d'après leurs importances (par ordre décroissant) pour le criquet migrateur sur un plan alimentaire sont :

- la présence d'espèces graminéennes. En phase solitaire, *Locusta m.c.* s'en nourrit presque exclusivement,
- la diversité spécifique des graminées. Plus le nombre d'espèces présentes est grand, plus le choix est vaste pour l'insecte, augmentant ainsi les possibilités de composer un régime qui lui convient,
- l'abondance relative de chaque espèce graminéenne. Ce caractère influe essentiellement sur la probabilité de rencontre entre l'insecte et la plante car nous avons pu voir que l'acridien ne recherche pas spécialement les graminées rares,
- l'accessibilité de la plante. Elle doit être présente dans des milieux habituellement fréquentés par l'insecte, lui offrir un bon support et avoir un port compatible avec la prise de nourriture (un port dressé est plus favorable qu'un port rampant),
- l'état physiologique des graminées. Il change en fonction de l'état phénologique mais aussi en fonction des conditions de croissance de la plante. La production de composés chimiques dissuadant la prise de nourriture en saison sèche et les modifications de l'état de turgescence peuvent influencer le comportement du criquet migrateur.

L'ensemble de ces facteurs du milieu détermine les caractères de disponibilité alimentaire et de valeurs appétissantes du tapis végétal pour l'acridien. Celui-ci a des exigences alimentaires dominantes quel que soit son état :

- nourriture composée presque exclusivement de graminées,
- préférence marquée pour les espèces graminéennes des milieux mésotrophes, en particulier celles des friches.

Les variantes du régime alimentaire dans le cas d'un biotope floristiquement bien défini dépendent en outre :

- du stade biologique de l'insecte. Les affinités alimentaires entre l'imago et la larve sont indiscutables. Mais en cas de biotope alimentairement défavorable, un ailé peut le quitter, une larve a beaucoup moins de chances d'y parvenir. En conséquence, elle est amenée à se nourrir de graminées peu appétissantes,
- de l'âge des individus. Les très jeunes larves consomment des graminées plus tendres que les stades plus âgés. Celles de 5ème stade paraissent avoir des besoins alimentaires légèrement différents des autres. L'âge des individus à l'intérieur d'un stade est aussi important à considérer pour les modifications quantitatives de prises de nourriture,
- du sexe. Les mâles semblent moins exigeants que les femelles. Ils se nourrissent de graminées appartenant à une gamme d'hygrotrophie légèrement différente,
- de l'état physiologique. Le jeûne augmente les tolérances de l'acridien vis-à-vis des graminées peu appétissantes. L'état ovarien (ovocytes en vitellogenèse ou prêts à être pondus) agit dans une certaine mesure sur les préférences alimentaires des reproductrices.

Enfin, il faut tenir compte de la distribution spatiale de chaque état (larve ou ailé) car les ressources alimentaires changent selon les biotopes.

Tous ces facteurs modifient qualitativement et quantitativement les caractères de l'alimentation de l'acridien dans la nature. Les interactions sont extrêmement complexes, mais les éléments dominants sont maintenant mieux connus.

CHAPITRE III

INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR LA REPRODUCTION DES IMAGOS ET LE DEVELOPPEMENT DES LARVES

I. INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR LA REPRODUCTION DES IMAGOS.

L'importance des variations du régime alimentaire du criquet migrateur dans le temps et dans l'espace, nous amène à examiner les conséquences de l'alimentation sur la reproduction des imagos.

En premier lieu, nous étudierons l'influence des principales graminées du Sud-ouest de Madagascar. Les expériences se font dans des cages disposées en insectarium ou sur le terrain. Les régimes comportant une seule espèce végétale sont qualifiés de simples. Ils sont destinés à mettre en évidence les effets les plus caractéristiques de chaque graminée, et servent de référence pour interpréter ensuite l'action plus complexes des régimes mixtes.

En second lieu, nous regrouperons les graminées étudiées jusqu'ici séparément pour former des régimes mixtes. Ces régimes sont de deux types selon que les espèces végétales sont fournies au *Locusta* successivement ou simultanément. Dans les deux cas, la composition du régime est choisie en fonction des possibilités réelles que le criquet migrateur trouve dans la nature. La substitution d'une graminée à une autre au cours de la vie imaginale est destinée à reproduire, dans la mesure du possible, les effets des changements d'alimentation intervenant à la suite des déplacements des imagos, ou encore ceux provoqués par une évolution phénologique des graminées dans l'hypothèse où des populations se sédentarisent. Les régimes mixtes maintenus toute la vie, permettront d'établir les effets de l'ingestion simultanée de deux graminées, en proportions souvent inégales.

Enfin, nous compléterons ces expériences par des observations effectuées dans les conditions naturelles pour tenter de mettre en évidence l'importance du facteur alimentaire sur la reproduction du criquet migrateur. La difficulté principale réside dans le fait que de nombreux facteurs écologiques interviennent conjointement. Les connaissances acquises en insectarium et en cages sur le terrain serviront à dégager l'importance de l'alimentation sur la reproduction du *Locusta m.c.*

A. ETUDE DES REGIMES SIMPLES.

L'influence de l'espèce graminéenne et de son état phénologique sur la reproduction du criquet migrateur en cage, ainsi que les variations temporelles de la valeur nutritive des plantes ingérées vont être décrites et discutées.

1. Influence de l'espèce graminéenne.

Les expériences effectuées en insectarium et en cages sur le terrain sont comparables : elles ont eu lieu en même temps.

a. Etude en insectarium.

Sept régimes alimentaires différents sont expérimentés simultanément sur 5 couples chacun. Les graminées utilisées ont déjà été citées dans l'étude des caractères de l'alimentation. Ce sont :

Aristida congesta barbicollis,
Cenchrus ciliaris,
Cynodon dactylon,

Eragrostis cylindriflora,
Heteropogon contortus,
Hyparrhenia rufa,
Panicum pseudovoeltzkowii.

Toutes les graminées sont prélevées sur les sites où les aîlés ont vécu. Elles sont dans un excellent état physiologique (bonne turgescence) et au même stade phénologique (floraison). Les essais ont lieu pendant la deuxième moitié de la saison des pluies. La température est élevée et les pluies sont abondantes. Les observations portent sur :

- la longévité après la mue imaginale,
- la fonction de reproduction des femelles,
- l'évolution pondérale des imagos,
- l'influence de l'alimentation maternelle sur le développement des œufs.

Elles sont rassemblées dans le tableau 25.

• Longévité après la mue imaginale.

Pour l'ensemble des régimes, les femelles vivent environ 50 jours, et les mâles 5 jours de moins. La plus faible longévité est observée sur les mâles dans nos conditions expérimentales pour 6 graminées, la 7ème (*Aristida c.b.*) faisant exception. Aucune des espèces végétales expérimentées n'entraîne une mort rapide des imagos, mais la durée de vie diffère cependant. Pour les mâles, elle varie entre 31 jours (*Cenchrus c.*) à 54 jours (*Aristida c.b.*), pour les femelles de 41,5 jours (*Cenchrus c.*) à 54,0 jours (*Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.*). En examinant les variations de la longévité en fonction des régimes par rapport aux autres critères considérés dans le tableau 25, nous constatons qu'elle est élevée ou au contraire faible sur des régimes alimentaires peu favorables à la fonction de reproduction. Les imagos nourris de graminées permettant de bonnes performances reproductives ont des longévités intermédiaires. Ce critère ne permet pas à lui seul de bien caractériser chaque graminée du point de vue alimentaire, ce fait est d'ailleurs connu au laboratoire (HURPIN, 1962. JOHANSSON, 1964. PETA-VY, 1964).

Tableau 25. Influence du régime alimentaire sur la reproduction du criquet migrateur.

	<i>Era</i>	<i>Cyno</i>	<i>Ari</i>	<i>Hetero</i>	<i>Cen</i>	<i>Pani</i>	<i>Hypa</i>
L mâles	46,5	45,5	54,0	48,2	31,0	41,7	49,0
L femelles	50,7	52,2	49,0	54,0	41,5	49,5	54,0
Nfp	5/5	5/5	5/5	4/5	3/5	3/5	1/5
DP	16,0	16,2	17,2	23,2	28,0	31,4	(42,0)
RP	5,2	6,8	6,9	8,6	7,7	10,0	—
NP/f	5,0	5,8	3,4	2,8	1,6	1,8	(0,2)
NP/fp	5,0	5,8	3,4	3,5	2,7	3,0	(1,0)
NO/P							
P1	58,4	70,0	51,5	45,1	25,5	39,8	(15,0)
P2	55,0	65,5	44,4	44,5	34,4	39,8	
P3	54,5	56,6	33,3	35,0	17,2	36,5	
P4	50,5	45,0	28,6	40,0			
P5	46,2	49,3					
P6	35,5	34,5					
P7	24,0						
moyenne	57,0	58,5	41,0	40	25,2	38,0	(15,0)
F/f	284	340	139	113	38	68	(3)
F/fp	284	340	139	141	68	114	(15)
PprÉR %	35,0	31,5	35,5	54,5	73,5	66,5	(97,5)
PR %	50,0	62,0	33,0	34,0	17,0	18,5	
PpostR %	15,0	6,5	31,5	11,5	9,5	15,0	(2,5)

L mâles	: Longévité des mâles
L femelles	: Longévité des femelles
Nfp	: Nombre de femelles ayant pondu
DP	: Délai de ponte
RP	: Rythme de ponte
NP/f	: Nombre de pontes par femelle
NP/fp	: Nombre de pontes par femelle ayant pondu
NO/P	: Nombre d'œufs par ponte
P1	: Nombre d'œufs à la 1ère ponte
F/f	: Fécondité totale par femelle
F/fp	: Fécondité totale par femelle ayant pondu
PpréR	: Période pré-reproductive
PR	: Période reproductive
PpostR	: Période post-reproductive

Les valeurs indiquées sont des moyennes portant sur au moins 3 individus. Dans le cas contraire, des données individuelles sont fournies entre parenthèses à titre indicatif. Le nombre moyen d'œufs par ponte et la fécondité totale sont calculés d'après le nombre d'œufs de toutes les pontes.

• Fonction de reproduction des femelles

Pour caractériser la fonction de reproduction des femelles, les critères suivants sont considérés :

- Nombre de femelles participant à la ponte.
- Délai de ponte : nombre de jours écoulés entre la mue imaginale et le dépôt de la 1ère oothèque.
- Rythme de ponte : (moyenne des intervalles de ponte) nombre de jours séparant deux pontes successives.
- Nombre d'œufs par ponte par femelle ou par femelle ayant pondu.
- La fécondité totale est obtenue en multipliant le nombre de pontes par le nombre d'œufs par ponte.
- L'importance relative des durées des périodes pré-reproductive, reproductive et post-reproductive par rapport à la longévité dans le cas où une activité génésique est possible.

— Nombre de femelles participant à la ponte.

Le régime alimentaire agit sur le nombre de femelles participant à la ponte :

- *Eragrostis c.*, *Cynodon d.* et *Aristida c.b.* permettent à toutes les femelles de pondre au moins une fois,
- *Heteropogon c.*, *Cenchrus c.* et *Panicum p.* sont moins favorables. Une ou 2 femelles sur 5 ne pondent pas. Il est peu probable que la faute en incombe aux mâles car d'une part, ils sont permutés assez fréquemment au sein d'une même série et d'autre part, la plupart des œufs produits, même s'ils sont peu nombreux, sont fécondés.
- *Hyparrhenia r.* rend les femelles particulièrement peu fécondes. Une seule reproductrice parvient à pondre une fois. Toutes les autres vivent longtemps sans réussir une vitellogenèse complète.

— Délai de ponte.

Le délai de ponte dépend du régime alimentaire : il varie du simple au double (16 jours sur *Eragrostis c.*, 31 jours sur *Panicum p.*).

Plus le nombre de femelles stériles augmente, plus le délai de ponte s'allonge. Trois graminées sur 7 permettent une maturation rapide (moins de 20 jours : *Eragrostis c.*, *Cynodon d.*, *Aristida c.b.*), deux autres une maturation plus lente (entre 20 et 30 jours : *Heteropogon c.*, *Cenchrus c.*) et les deux dernières une maturation ovocytaire lente (plus de 30 jours : *Panicum p.*, *Hyparrhenia r.*). Un examen plus détaillé des résultats révèle que les variations individuelles sont d'autant plus importantes que le délai de ponte est plus long.

— Rythme de ponte.

Le rythme de ponte dépend du régime alimentaire comme le délai de ponte, ce qui indique que les graminées consommées agissent sur la vitesse de maturation ovocytaire. Si l'on soustrait le rythme de ponte au délai de ponte, on obtient approximativement le délai de déclenchement de la vitellogénèse. En fait, le temps est surestimé puisque, lorsqu'une ponte est prête, la croissance de l'ovocyte suivant est déjà engagée. Néanmoins, ce calcul permet de se rendre compte que le régime alimentaire agit aussi sur le moment de déclenchement de la croissance vitelline des ovocytes. On est en droit de penser que cette estimation doit être plus valable pour les graminées favorables à une activité génésique, car dans le cas où le régime alimentaire est défavorable, il est possible que plusieurs cycles de résorption se produisent avant la formation des premiers œufs qui seront effectivement pondus. En fait, l'examen des ovaires à la mort des femelles révèlent que ces cas sont rares. On peut donc admettre que ce calcul rend compte globalement de l'effet du régime alimentaire sur le moment du déclenchement de la croissance vitelline des ovocytes. Pour *Eragrostis c.*, *Cynodon d.*, et *Aristida c.b.*, la vitellogénèse commence au 10ème jour de la vie imaginaire, pour *Heteropogon c.* au 14ème jour et pour *Cenchrus c.* et *Panicum p.* au 20ème jour. Nous reviendrons sur ces estimations au cours de l'étude de l'évolution pondérale des imagos femelles.

— Nombre de pontes par femelle.

Le nombre moyen de pontes est calculé par rapport au nombre total de femelles mises en élevages et par rapport au nombre de femelles ayant pondu. Les différences les plus nettes sont évidemment observées pour le premier critère car il tient compte des femelles ne participant pas à la production des œufs. En utilisant celui-ci, on peut classer les régimes selon le nombre de pontes effectuées dans chaque série :

- 5 pontes et plus : *Eragrostis c.*, *Cynodon d.* (Groupe 1)
- 2 à 4 pontes : *Aristida c.b.*, *Heteropogon c.* (Groupe 2)
- 1 à 2 pontes : *Cenchrus c.*, *Panicum p.* (Groupe 3)
- moins d'1 ponte : *Hyparrhenia r.* (Groupe 4)

Nous retrouvons les 4 groupes de graminées décrits dans le chapitre précédent.

— Nombre d'œufs par ponte et fécondité totale.

La production des œufs à chaque ponte est très variable selon le régime alimentaire : elle varie de 58 œufs (*Cynodon d.*) à 25 œufs (*Cenchrus c.*). Le cas des femelles nourries d'*Hyparrhenia r.* est exceptionnel puisqu'elles produisent en moyenne 3 œufs par ponte. L'activité génésique change en fonction de l'espèce graminéenne dans le même sens que les autres critères de reproduction. Le nombre d'œufs à chaque ponte tend à diminuer au fur et à mesure du vieillissement de la femelle.

L'influence du facteur alimentaire est particulièrement nette sur la fécondité totale car le nombre d'œufs déposés au cours de la vie d'une femelle varie de 1 à 100 selon les séries. Signalons qu'elle a été calculée à partir des données individuelles et non pas à partir des moyennes. Le classement des graminées par rapport à l'effet de leur ingestion sur la reproduction se confirme.

— Importance relative des périodes préreproductive, reproductive et postreproductive.

La période préreproductive correspond au délai de ponte pour les femelles ayant pondu et à la longévité pour celles qui ne pondent pas. Le nombre de jours écoulés entre la première et la dernière ponte constitue la période reproductive. La période postreproductive s'intercale entre le dépôt de la dernière ponte et la mort. Nous donnons une expression de l'importance relative de ces différentes périodes par rapport à la durée totale de vie des femelles dans le tableau 25.

La période préreproductive dure au minimum le tiers de la vie imaginale (*Cynodon d.*, *Eragrostis c.*, *Aristida c.b.*). Elle varie entre la moitié et les deux tiers pour *Heteropogon c.*, *Cenchrus c.*, et *Panicum p.* En ce qui concerne *Hyparrhenia r.*, presque toutes les femelles ont passé leur vie dans cet état, la plupart d'entre elles étant stériles. La durée de la période reproductive dépend du nombre de pontes et des intervalles de ponte. Il est donc normal de constater qu'elle est très influencée par le régime alimentaire. Exception faite pour *Aristida c.b.*, la période postreproductive est de faible durée ; la mort suit de peu l'émission des derniers œufs.

Parmi tous les critères de reproduction que nous avons étudiés, certains d'entre eux sont des critères de vitesse de croissance ovarienne (délai de ponte, rythme de ponte), les autres sont des critères de rendement (nombre de femelles fécondes, nombre de pontes, nombre d'œufs par ponte). Arbitrairement, nous allons considérer la position des graminées (1 à 7) par rapport à chacun d'entre eux comme un indice de leur valeur pour la fonction de reproduction, et effectuer la somme pour comparer la valeur nutritive des régimes utilisés (tableau 26).

Tableau 26. Récapitulation des valeurs relatives de chaque graminée pour la reproduction du *Locusta* en insectarium. (1)

	Vitesse du fonctionnement ovarien		Rendement du fonctionnement ovarien			
	DP	RP	Nfp	NP/f	NO/P	Bilan
<i>Eragrostis c.</i>	1	1	1	2	2	7
<i>Cynodon d.</i>	2	2	1	1	1	7
<i>Aristida c.b.</i>	3	3	1	3	3	13
<i>Heteropogon c.</i>	4	5	2	4	4	19
<i>Cenchrus c.</i>	5	4	3	6	6	24
<i>Panicum p.</i>	6	6	3	5	5	25
<i>Hyparrhenia r.</i>	7	(7)	4	7	7	32

Finalement, chaque graminée consommée a des effets spécifiques sur la fonction de reproduction. La production des œufs apparaît comme un très bon indice de valeur nutritive d'un régime alimentaire. Le classement des espèces végétales pour le criquet migrateur est le suivant :

- graminées à haute valeur nutritive : *Eragrostis c.*, *Cynodon d.*
- graminées à valeur nutritive moyenne : *Cenchrus c.*, *Panicum p.*
- graminée à très faible valeur nutritive : *Hyparrhenia r.*

1) Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 25.

• Evolution pondérale des imagos.

Dans toutes les séries expérimentales, les imagos mâles et femelles sont pesés régulièrement tous les 2 jours. Au début de la mise en élevage, le poids moyen des mâles varie selon les séries entre 600 et 900 mg, celui des femelles entre 1000 et 1500 mg. Il n'a pas été possible d'homogénéiser les poids au départ car les très jeunes ailés pris dans la nature n'étaient pas nombreux. De plus, nous avons renoncé à procéder à des élevages pour standardiser le matériel vivant, ses caractéristiques n'étant plus comparables avec celles des ailés sauvages. La représentation d'un individu type en fonction du régime alimentaire est identique à celle adoptée précédemment pour l'évolution journalière du poids des fèces. Le cas des mâles est examiné d'abord (figure 19), celui des femelles ensuite (figure 20).

— Evolution pondérale des mâles.

L'évolution pondérale des mâles est caractérisée par les faibles variations au cours de la vie imaginale quel que soit le régime alimentaire. Plus précisément, on distingue trois phases principales :

- prise de poids au début de la vie imaginale,
- stabilisation en plateau,
- perte de poids avant la mort ;

mais elles ne sont pas toujours bien individualisées. Pour rendre compte de l'effet de l'alimentation, le taux d'accroissement pondéral est plus significatif. Il est calculé en utilisant comme référence soit le poids maximum atteint par l'insecte au cours de sa vie, soit le poids à la mort par rapport au poids à l'émergence.

Tableau 27. Influence du régime alimentaire sur le taux d'accroissement pondéral des mâles.

Régime alimentaire	$\frac{P_{mx} - P_e}{P_e}$	$\frac{P_m - P_e}{P_e}$	Longévité
<i>Aristida c.b.</i>	+ 48 %	+ 15 %	54,0 jours
<i>Panicum p.</i>	+ 42	+ 38	41,7
<i>Cynodon d.</i>	+ 40	+ 30	45,5
<i>Eragrostis c.</i>	+ 38	+ 31	46,5
<i>Heteropogon c.</i>	+ 27	+ 3	48,2
<i>Cenchrus c.</i>	+ 22	+ 8	31,0
<i>Hyparrhenia r.</i>	+ 12	- 6	49,0

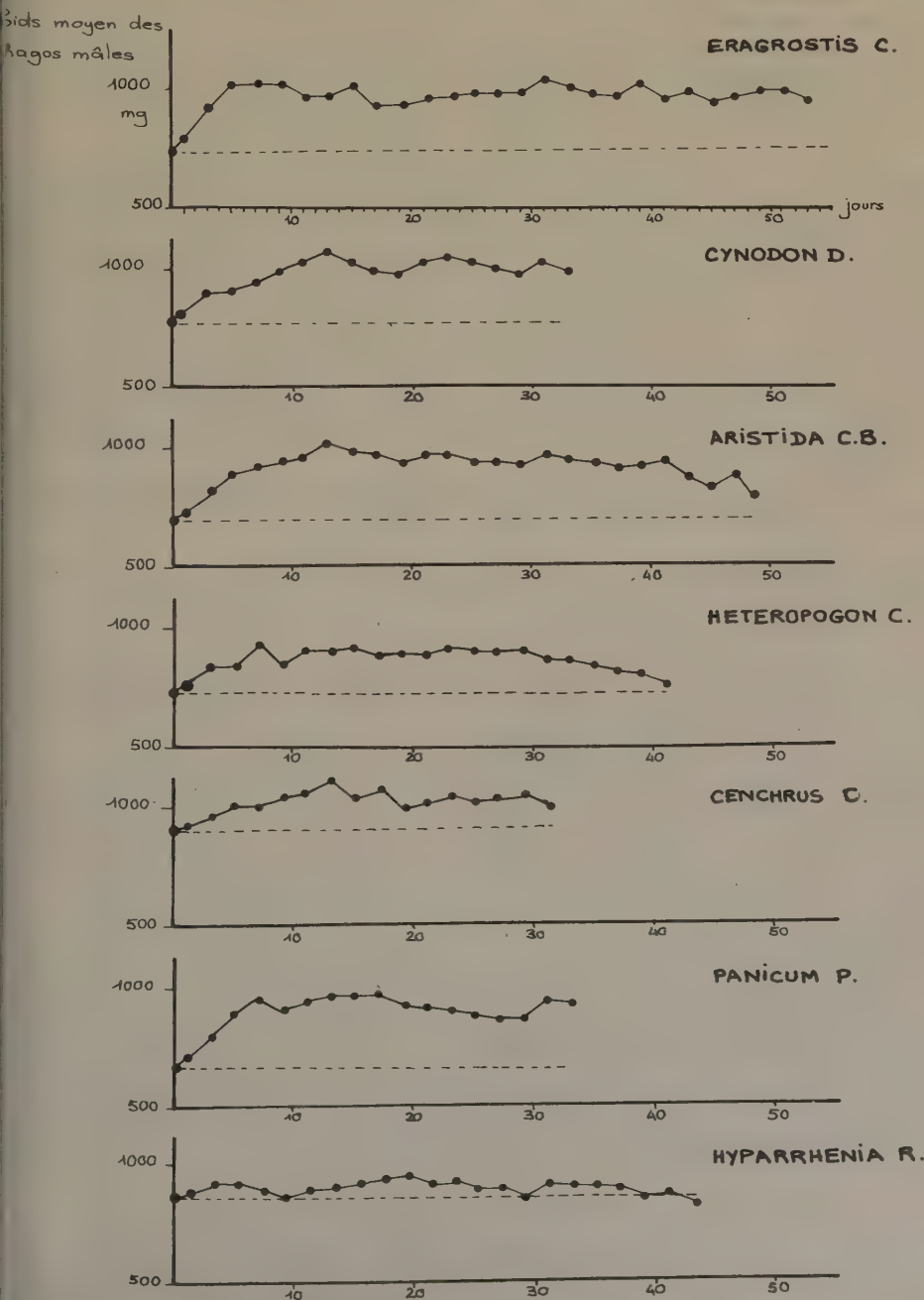
$\frac{P_{mx} - P_e}{P_e}$: taux d'accroissement par rapport au poids maximum

$\frac{P_m - P_e}{P_e}$: taux d'accroissement par rapport au poids à la mort

P_e : poids à l'émergence

La comparaison des taux d'accroissement pondéral avec la longévité montre l'indépendance de ces 2 critères. En particulier, les mâles élevés sur *Hyparrhenia r.* vivent très longtemps sans prendre pratiquement de poids. Sur les autres régimes, les insectes pèsent plus lourds à leur mort qu'au début de la vie imaginale. Plus la valeur nutritive d'une graminée est faible, plus les variations de l'évolution pondérale sont importantes d'un individu à l'autre.

Figure 19. Evolution pondérale des imagos mâles du criquet migrateur en fonction du régime alimentaire.



— Evolution pondérale des femelles.

Les caractères généraux de l'évolution du poids des femelles au cours de leur vie, en fonction du régime alimentaire (figure 20) sont dégagés par rapport aux périodes pré-reproductive, reproductive et post-reproductive. Le cas des femelles nourries d'*Hyparrhenia r.* est différent car la plupart d'entre elles n'ont pas pondu et donc se prête mal à ces distinctions. Pourtant, nous garderons ce plan car il est bien adapté à l'étude de l'effet des 6 autres graminées, *Hyparrhenia r.* servant à chaque fois que cela est possible de simple comparaison. L'évolution du poids des fèces est rappelée pour permettre des rapprochements avec la croissance pondérale des reproductrices.

Toute la période pré-reproductive est marquée par une phase d'accroissement pondérale importante, que l'on peut comparer à l'augmentation de la quantité de nourriture ingérée. Pour établir les gains de poids en fonction des régimes, nous calculons le taux d'accroissement pendant les 12 ers jours de vie imaginale (figure 21) par rapport au poids à l'émergence. La période est choisie de telle façon qu'aucune des femelles n'a encore pondu, même dans les cas de maturation ovocytaire les plus rapides.

Le taux d'accroissement le plus élevé est réalisé par les femelles nourries d'*Eragrostis c.* et de *Cynodon d.* Pour les autres régimes (*Aristida c.b.*, *Heteropogon c.*, *Panicum p.* et *Cenchrus c.*), le taux d'accroissement est plus faible. Cependant, si nous considérons à présent la figure 20, nous constatons que ce taux est à peu près le même pour tous les régimes. Cette remarque démontre que le type d'évolution pondéral ne dépend pas du poids initial, mais uniquement du régime alimentaire. En ce qui concerne *Hyparrhenia r.*, les femelles perdent du poids dans les premiers jours suivant la mue. Nous remarquons de plus qu'il y a souvent un ralentissement de croissance pondérale à peu près vers le milieu de la vie reproductive. Cette légère dépression correspond à la période de transition entre la fin du durcissement des téguments et le début de la vitellogénèse, la date de celle-ci ayant été déterminée auparavant approximativement. A ce moment, l'activité alimentaire diminue sensiblement.

Un à 2 jours avant le dépôt de la première oothèque, la prise de nourriture diminue et l'augmentation pondérale de la femelle se ralentit.

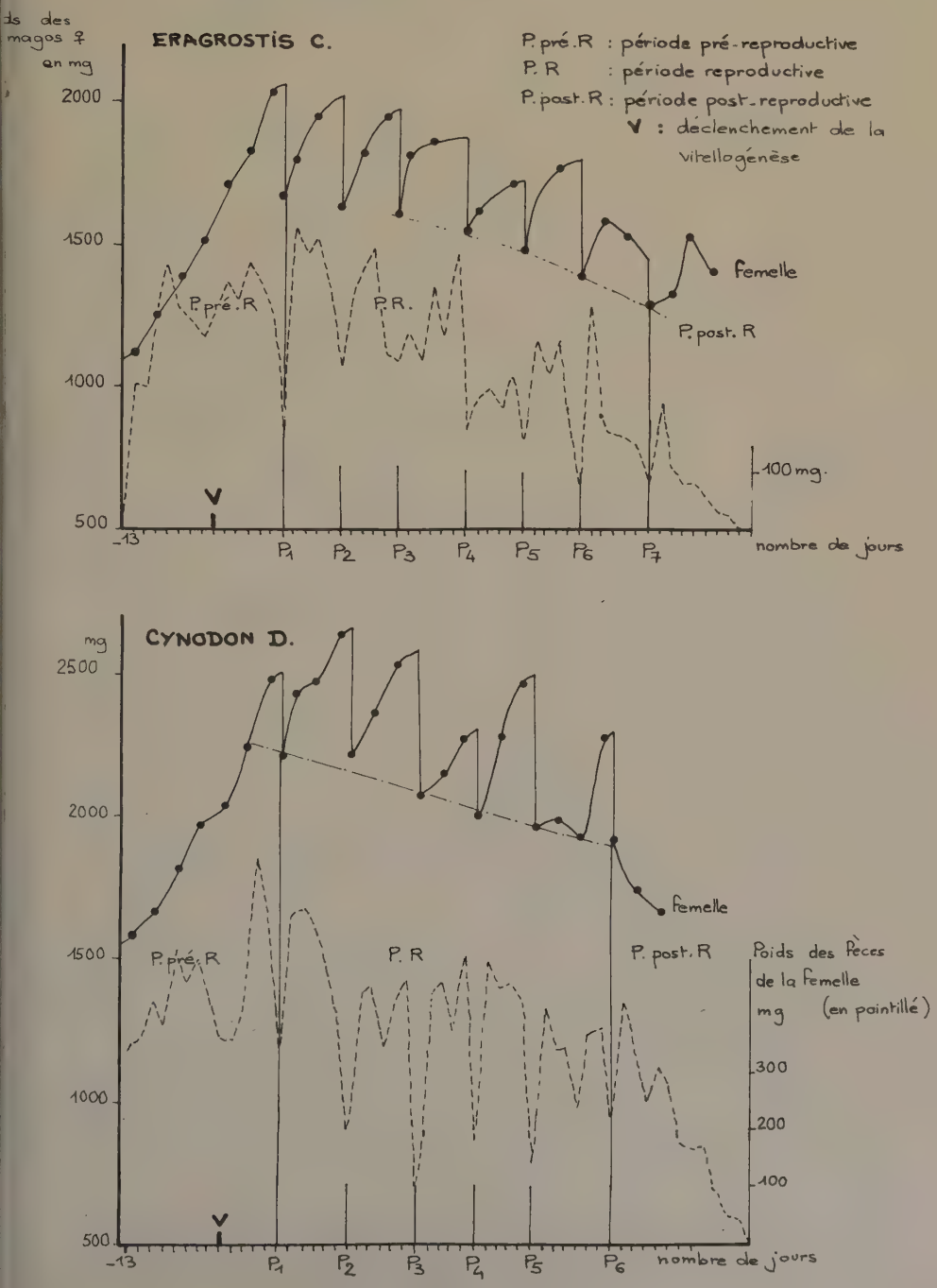
La période reproductive est marquée par d'importantes oscillations du poids des femelles en relation avec l'alternance des périodes de ponte et d'interponte. Chaque cycle se décompose de la façon suivante :

- baisse brutale du poids (200 à 500 mg) juste après le dépôt de la ponte,
- dès le jour suivant, la femelle récupère en augmentant très rapidement de poids jusqu'au milieu de l'interponte, moins vite ensuite. Il arrive que le poids reste stable durant les 2 jours précédant la ponte suivante.

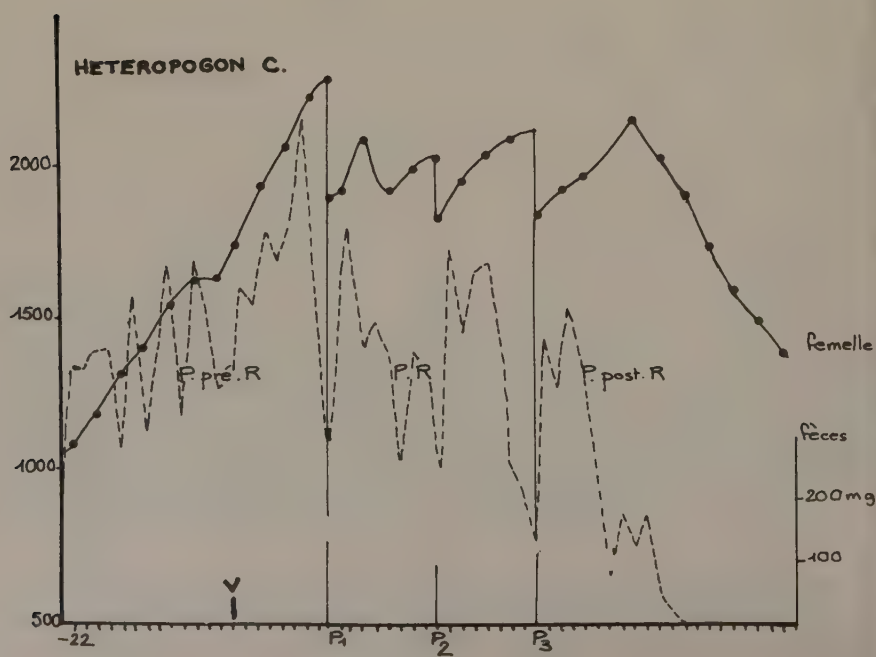
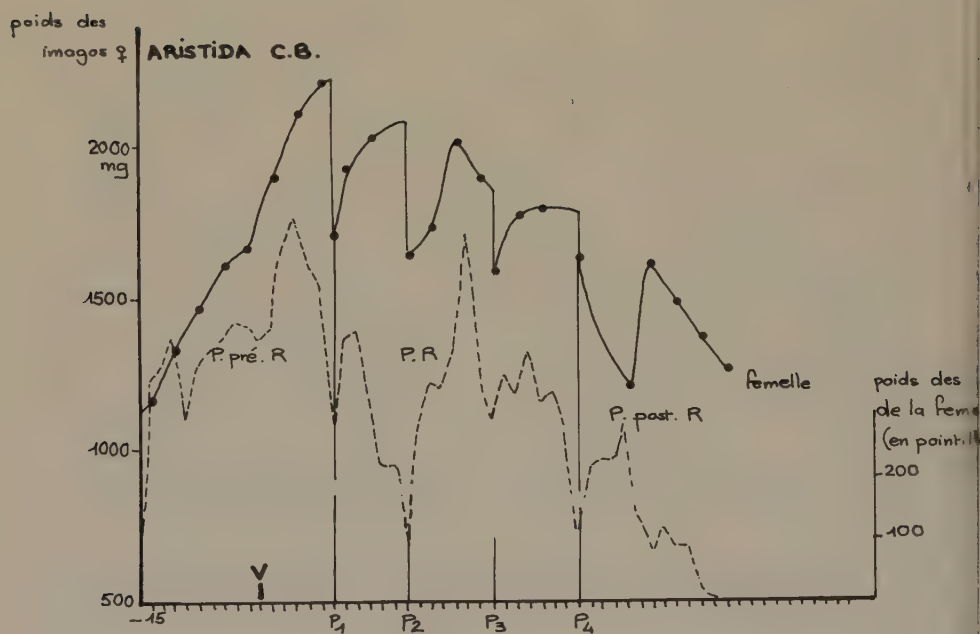
La régularité de la récupération du poids s'observe au début de la période reproductive dans la plupart des régimes (*Eragrostis c.*, *Cynodon d.*, *Aristida c.b.*, *Cenchrus c.* et *Panicum p.*), elle est un peu moins apparente pour *Heteropogon c.* où une perte de poids concomitante à une diminution du poids des fèces s'observe au milieu de la 1ère interponte. Au fur et à mesure du vieillissement de la femelle, l'évolution pondérale devient moins régulière. Très fréquemment aussi, le poids des reproductrices diminue au cours des pontes comme juste avant la ponte, par suite d'une baisse de l'activité alimentaire. Comme le nombre d'œufs décroît, la diminution pondérale résulte d'une baisse des facultés de récupération après chaque ponte à laquelle s'ajoutent les effets du vieillissement de la femelle comme on le voit sur *Hyparrhenia r.* Plus le régime alimentaire est mauvais, plus l'évolution pondérale est irrégulière. On assiste à de brusques récupérations de poids ou au contraire à des baisses difficiles à interpréter. A la limite, lorsque les femelles sont stériles comme c'est le cas des insectes élevés sur *Hyparrhenia r.*, les oscillations pondérales sont de faibles amplitudes. Ce graphique doit être rapproché de celui du poids des fèces pour en souligner la similitude.

Figure 20. Evolution pondérale des imagos femelles du criquet migrateur en fonction du régime alimentaire.

20 a. Le poids des fèces des femelles est indiqué en pointillé (rappel de la figure 14.)



20 b.



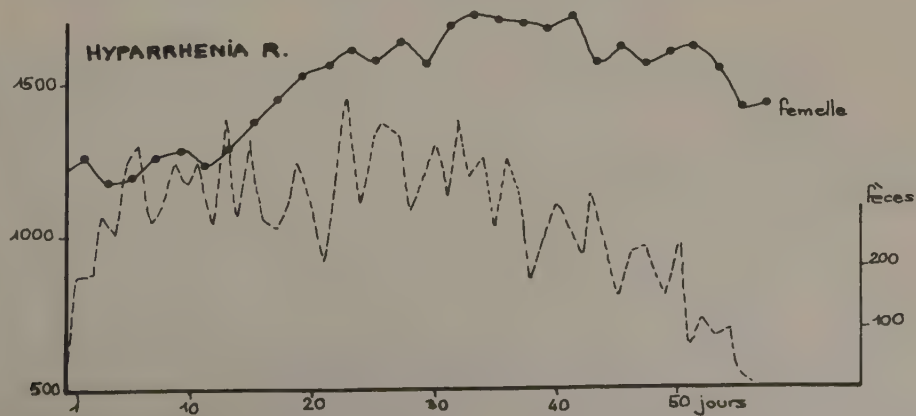
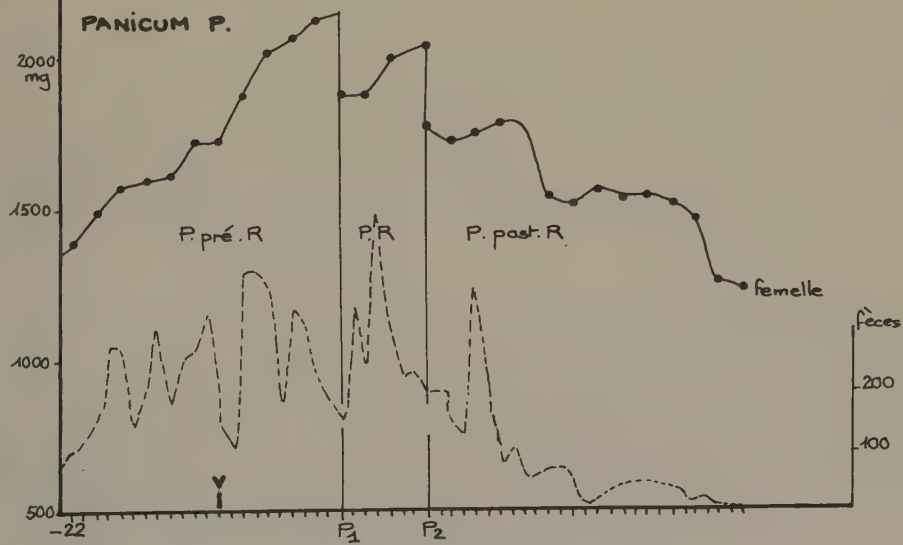
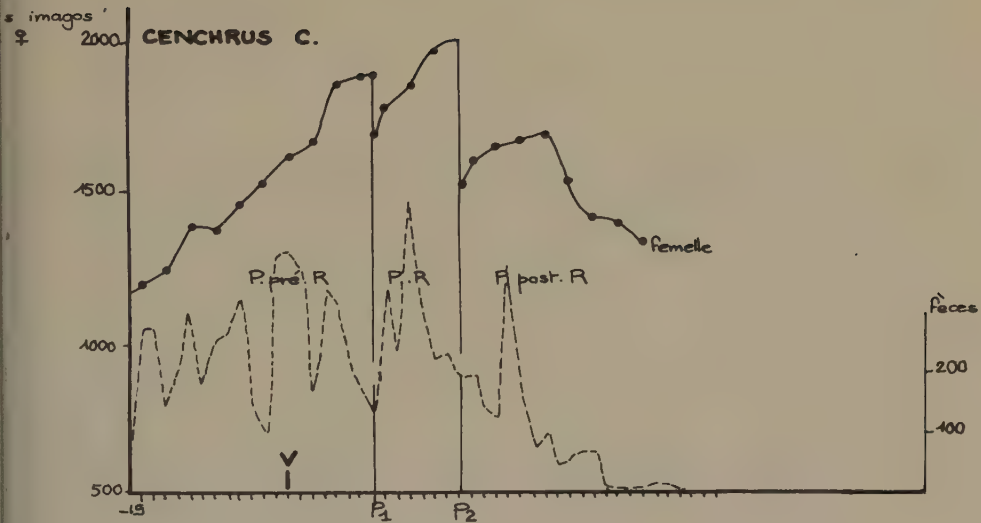
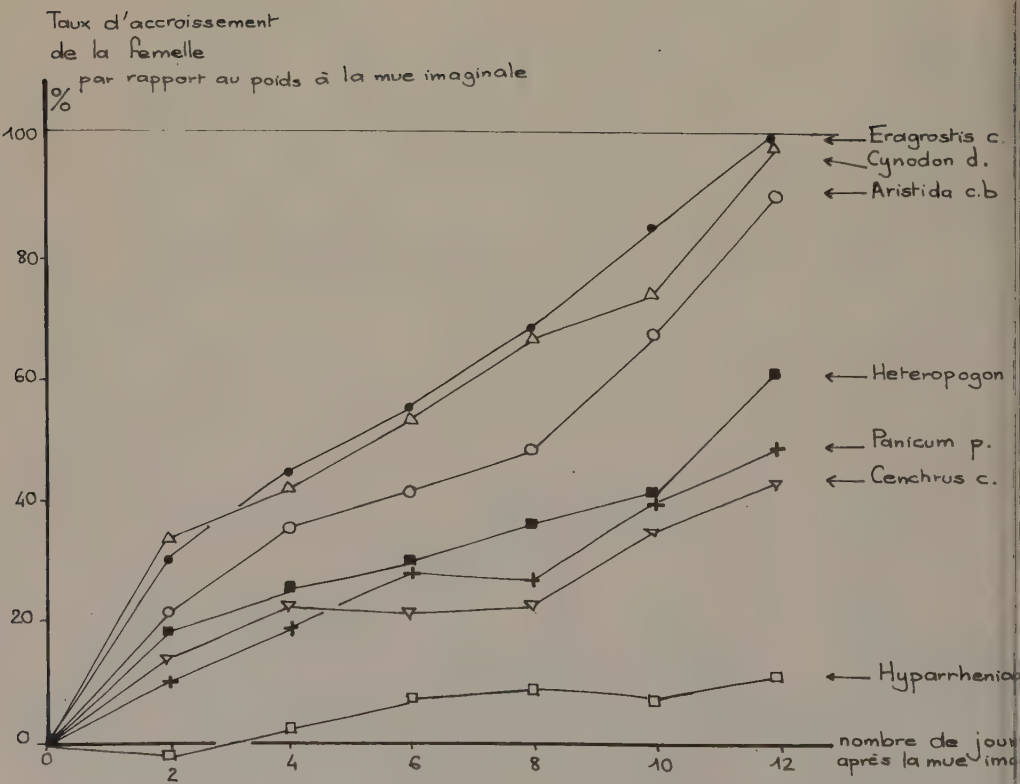


Figure 21. Influence du régime alimentaire sur le taux d'accroissement pondéral des imagos femelles du criquet migrateur durant les 12 premiers jours de vie imaginale.



L'évolution pondérale pendant la période post-reproductive est très variable bien que la mort soit toujours annoncée par une perte progressive du poids des individus. Cette baisse est en rapport avec la diminution de l'activité alimentaire. Elle est plus progressive pour *Heteropogon c.* où la durée de vie post-reproductive est assez longue. Sur *Panicum p.*, nous observons des variations de poids analogues à celles remarquées au cours d'une interponcte bien qu'il n'y ait pas de dépôt d'oothèque.

Si l'on prend les mêmes critères d'accroissement pondéral que ceux utilisés pour les mâles, le tableau 28 permet une nouvelle comparaison entre les différents régimes.

Tableau 28. Influence du régime alimentaire sur le taux d'accroissement pondéral des femelles. (1)

Régime alimentaire	$\frac{P_{mx} - P_e}{P_e}$	$\frac{P_m - P_e}{P_e}$	Longévité
<i>Heteropogon c.</i>	+ 113 %	+ 30 %	54,0 jours
<i>Aristida c.b.</i>	+ 90	+ 9	49,0
<i>Eragrostis c.</i>	+ 84	+ 25	50,7
<i>Cenchrus c.</i>	+ 70	+ 13	41,5
<i>Cynodon d.</i>	+ 68	+ 6	52,2
<i>Panicum p.</i>	+ 54	- 11	49,5
<i>Hyparrhenia r.</i>	+ 38	+ 14	54,0

Trois graminées sont très favorables à la prise de poids : *Heteropogon c.*, *Aristida c.b.* et *Eragrostis c.*. *Cenchrus c.*, *Cynodon d.* et *Panicum p.* le sont beaucoup moins. Quand à *Hyparrhenia r.*, le taux d'accroissement est équivalent à celui que l'on obtient dans un régime alimentaire favorable pour les mâles. Pour un régime identique, les femelles grossissent environ 3 fois plus que les mâles. La différence est moins nette si le poids de référence est pris juste avant la mort. Il n'y a pas de relation directe entre le taux d'accroissement pondéral et la longévité comme nous l'avons déjà remarqué pour les mâles.

• Influence de la nutrition maternelle sur le développement embryonnaire.

Bien que les conditions matérielles aient été insuffisantes pour réaliser une étude complète de l'influence de la nutrition maternelle sur le développement embryonnaire, nous avons pu établir les délais moyens d'incubation ainsi que le taux de survie, car les températures ambiantes ont été sensiblement les mêmes pour toutes les séries expérimentales, à l'exception d'*Hyparrhenia r.*

— Durée d'incubation des œufs.

La durée d'incubation des œufs est représentée dans le tableau 29, ainsi que la température moyenne pendant les mêmes périodes. Dans le cas d'*Hyparrhenia r.*, les résultats portent sur une seule ponte.

1) Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 27.

Tableau 29. Durée d'incubation des œufs en fonction du régime alimentaire des parents.

Régime alimentaire des parents	Durée d'incubation des œufs	Température moyenne d'incubation
<i>Cynodon d.</i>	19,7 jours	25,8° C.
<i>Eragrostis c.</i>	20,4	25,5
<i>Aristida c.b.</i>	20,4	25,6
<i>Heteropogon c.</i>	21,0	25,4
<i>Cenchrus c.</i>	21,2	25,5
<i>Panicum p.</i>	21,6	25,2
<i>Hyparrhenia r.</i>	(26,0)	23,4

Le régime alimentaire des parents nourris des 6 premières graminées n'influe pas sur la durée d'incubation des œufs dans nos conditions expérimentales. En ce qui concerne la ponte issue d'une femelle élevée sur *Hyparrhenia r.*, la durée d'incubation est un peu plus longue car, les œufs ont été émis à une période où la température moyenne a sensiblement baissée. Ce refroidissement de l'air est principalement responsable de l'allongement du temps de développement des œufs plutôt que le régime alimentaire des parents.

— Taux de survie à l'éclosion.

La viabilité des œufs est indiquée par le rapport entre le nombre de larves nouveau-nées et le nombre total d'œufs (tableau 30). Il n'est pas tenu compte des œufs bloqués en blastocinèse ou détruits (acariens ou nématodes), car le décompte exact des œufs appartenant à chacune de ces deux catégories n'est pas toujours possible. Le sable des pondoirs n'étant pas stérilisé, l'action des acariens et des nématodes est difficile à neutraliser. Etant identique pour toutes les séries, les risques de destruction n'interfèrent pas avec une influence du régime alimentaire maternel surtout si celle-ci est importante.

Tableau 30. Influence du régime alimentaire des parents sur la viabilité des œufs.

Régime alimentaire des parents	Viabilité des œufs	Fécondité de la femelle	Nombre moyen de descendants L 1
<i>Aristida c.b.</i>	87 %	139 œufs	121 larves
<i>Hyparrhenia r.</i>	(87)	(15)	(13)
<i>Eragrostis c.</i>	84	284	238
<i>Heteropogon c.</i>	79	141	112
<i>Cenchrus c.</i>	78	60	47
<i>Panicum p.</i>	75	114	85
<i>Cynodon d.</i>	67	340	228

Quel que soit le régime alimentaire des parents, les œufs produits ne sont jamais tous viables, ni tous mauvais. Le taux de survie varie de 20 % en fonction de l'espèce végétale consommée. En comparaison aux variations du nombre d'œufs produits, ces variations sont donc faibles, ce qui signifie que les œufs formés, même s'ils sont peu nombreux, sont de bonne qualité. Les œufs les moins viables sont obtenus quand les parents sont nourris de *Cynodon d.* L'arrêt de développement embryonnaire se produit au moment de la blastocinèse.

En conclusion, chaque graminée a un rôle spécifique sur la physiologie de l'ima-
go (1). Certaines sont très favorables à la reproduction, d'autres beaucoup moins bien
que dans ces derniers cas, la survie soit peu affectée. Les besoins nutritifs nécessaires
pour un fonctionnement ovarien normal sont très différents de ceux assurant la simple
subsistance.

b. Etudes en cages sur le terrain

Simultanément aux essais alimentaires en insectarium, nous avons élevé des ima-
gos en cages sur le terrain à partir d'une nourriture composée d'*Eragrostis c.* d'une part,
d'*Heteropogon c.* d'autre part. Les essais sur chaque graminée sont effectués sur 5 cou-
ples. Durant toute l'expérimentation, la pluviométrie est suffisante (200 mm d'eau en
janvier, 150 mm en février) pour maintenir les touffes de graminées dans un bon état
de turgescence et entretenir la formation de repousses. Deux critères sont suivis : la
longévité des imagos après la 1ère ponte et la fonction de reproduction des femelles
(nombre de pontes et rythme de ponte). Le tableau 31 rapproche les résultats obtenus
en cages sur le terrain et en insectarium.

Tableau 31. Influence de l'espèce graminéenne sur la reproduction des femelles en
insectarium et en cages sur le terrain (janvier — février 1972).

	Cages sur le terrain			Cages en insectarium		
	Durée de vie après P1	NP	RP	Durée de vie après P1	NP	RP
<i>Eragrostis c.</i>	26,2	6,8	3,8	34,7	5,0	5,2
<i>Heteropogon c.</i>	22,6	4,6	4,6	30,8	3,5	8,6

Les graminées sont en floraison au moment des essais.

RP : Rythme de ponte et NP : Nombre de pontes par femelle.

(1) Pendant l'exécution des expériences alimentaires sur des élevages par couples, nous avons effec-
tué des élevages groupés (10 couples réunis dans une grande cage). Cet essai était destiné à accroître
le nombre de répétitions d'une même série d'étude.

Chaque femelle est identifiée grâce à une immatriculation alaire (LAUNOIS 1972).

Les graminées sont les mêmes que celles dont on vient de voir les effets.

Il s'est avéré que des reproductrices de type solitaire ainsi regroupées se compor-
tent très différemment de celles vivant dans des petites cages avec un mâle. Les insectes
restent la plupart du temps prostrés sur les parois de la cage. La longévité moyenne des
femelles est très écourtée par rapport à celle obtenue sur des élevages par couple, et
ceci pour tous les régimes.

Régime alimentaire	Couple (2)	Groupés (20)
<i>Heteropogon c.</i>	54,0 jours	16,7 jours
<i>Hyparrhenia r.</i>	54,0	13,2
<i>Cynodon d.</i>	52,2	21,0
<i>Eragrostis c.</i>	50,7	19,8
<i>Panicum p.</i>	49,5	16,7
<i>Aristida c.b.</i>	49,0	18,3
<i>Cenchrus c.</i>	41,5	15,1

La production des œufs est très faible chez les rares femelles qui pondent quel que soit le régime : 29 œufs pour *Cynodon d.*, 13 - 20 - 25 œufs pour *Aristida c.* 43 œufs pour *Heteropogon c.*, 20 - 21 - 22 et 23 œufs pour *Eragrostis c.* L'examen des ovaires des femelles stériles révèle dans la plupart des cas une résorption totale des 1ers ovocytes sur tous les régimes. Le choc densitaire ressenti par les imagos de type solitaire est si important que les conditions ne sont plus propices à l'étude de l'influence de l'alimentation. C'est pourquoi toutes les expériences ont eu lieu seulement à partir des élevages par couples, même si un nombre plus restreint des femelles est suivi.

— Longévité après la première ponte.

L'âge exact de toutes les femelles n'étant pas connu, la durée de vie est mesurée seulement à partir de la première ponte.

La longévité des ailés est inférieure en cages sur le terrain à celle obtenue en insectarium. Mais, la durée moyenne de vie est toujours plus élevée sur *Eragrostis c.* que sur *Heteropogon c.*

— Fonction de reproduction des femelles.

Le nombre de pontes effectuées par les femelles nourries d'*Eragrostis c.* en cages sur le terrain est supérieur à celui observé en insectarium, et à celui des ailés élevés sur *Heteropogon c.* dans les mêmes conditions. Cette dernière graminée offre de meilleures possibilités pour l'insecte dans la nature qu'en conditions semi naturelles.

Le rythme de ponte est plus rapide en cages sur le terrain qu'en insectarium.

Ainsi, les graminées prises au même stade phénologique n'ont pas les mêmes effets lorsqu'elles sont expérimentées sur le terrain ou en insectarium. Les différences constatées peuvent être en rapport avec l'environnement microclimatique des individus.

2. Influence de l'état phénologique des graminées.

En 1970, nous avons montré que l'état phénologique d'une graminée cultivée, le maïs, influe beaucoup sur la physiologie de la reproduction selon qu'elle est consommée à l'état de 3 feuilles, de 6 feuilles ou en floraison (LAUNOIS-LUONG 1972).

Nous avons repris ce type d'étude, toujours en insectarium, pour une graminée sauvage, *Heteropogon c.* en floraison, à l'état de chaumes ou encore en mélange chaumes et repousses (respectivement 90 et 10 %) (1). Dans ce dernier cas, la quantité de feuilles vertes est insuffisante pour nourrir les imagos qui sont alors contraints d'ingérer une certaine quantité de chaumes. Le choix d'*Heteropogon c.* se justifie par son importance écologique dans l'aire grégarienne du criquet migrateur. Cette graminée pérenne se présente en saison sèche soit à l'état de chaumes, soit à l'état de repousses après un brûlis, ou les deux à la fois.

Les essais ont lieu en fin de saison sèche (septembre, octobre et novembre 1972). Les trois séries expérimentales portent respectivement sur dix femelles nourries d'*Heteropogon c.* en floraison (bouquet de feuilles et d'inflorescences), 9 femelles nourries de la combinaison 90 % de chaumes et 10 % de repousses et 13 femelles nourries de chaumes.

Les résultats sont présentés dans le tableau 32.

(1) Le terme «chaume» est utilisé dans ce texte pour désigner les feuilles desséchées.

Tableau 32. Influence de l'état phénologique d'*Heteropogon c.* sur la reproduction du criquet migrateur en insectarium.

Heteropogon c.	Nfp	DVavP1	P1	I1	P2	I2	P3	I3	P4	I4	NP/fp	RP	F/fp	F/f	VO	DVapP1	DVcages
en floraison	8/10	27	38	9	36	10	32	13	26	12	3,1	11	109	88	82	30	57
90 % chaume +	9/9	14	32	18	31						2,0	20	65	65	88	40	54
10 % vert																	
100 % chaume	0/13																13

- Nfp : nombre de femelles ayant pondu,
 DVavP1 : durée de vie avant P1,
 P1 : nombre d'œufs à la première ponte,
 I1 : intervalle de ponte (entre la 1ère et la seconde ponte pour ici),
 NP/fp : nombre de pontes par femelle ayant pondu,
 RP : rythme de ponte,
 F/fp : fécondité totale par femelle ayant pondu,
 F/f : fécondité par femelle,
 VO : viabilité des œufs,
 DVapP1 : durée de vie après P1,
 DVcages : durée de vie en cages.

Le nombre moyen de pontes et la fécondité totale sont calculés à partir des données individuelles et non à partir de moyennes.

Heteropogon c. en floraison permet à 8 femelles sur 10 de pondre. Sur le mélange chaume-feuilles vertes, la proportion de femelles participant à la ponte est légèrement supérieure. Sur du chaume seul, aucune ponte n'est effectuée. Dans le cas du mélange, les feuilles vertes sont totalement consommées en plus d'une partie du chaume. Le fonctionnement ovarien dépend surtout de la quantité de matière verte ingérée, mais il n'est pas exclu qu'une meilleure assimilation du chaume ait pu également se faire. Pour tous les autres critères, *Heteropogon c.* en floraison est plus favorable que la combinaison chaume-vert. Le rythme de ponte est 2 fois plus rapide et la fécondité totale est supérieure de 28 %. La longévité des femelles est hétérogène pour les deux régimes. Les femelles nourries exclusivement de chaumes ne vivent qu'une semaine si elles sont mises en élevage juste après la mue imaginale. Certaines d'entre elles survivent plus longtemps en dévorant leur congénère, révélant par ce comportement un déséquilibre alimentaire évident. Si les femelles sont capturées au stade de première vitellogénèse, elles résistent 15 à 18 jours. A leur mort, les ovaires sont très peu développés, le corps gras est pratiquement inexistant.

Le fait important à constater est que l'ingestion d'une petite quantité de matière verte s'ajoutant au chaume suffit pour obtenir une activité ovarienne chez toutes les femelles bien que le niveau de production des œufs soit moyennement élevé.

Les grandes savanes à *Heteropogon c.* en début de saison chaude, au moment où les premières précipitations activent la croissance des repousses parmi les chaumes, ont donc des potentialités nutritives incontestables pour le criquet migrateur.

3. Variations temporelles de l'effet des graminées.

A diverses périodes de l'année, *Locusta m.c.* peut consommer des graminées appartenant à un même état phénologique. Aussi, nous nous sommes demandés si les valeurs nutritives demeurent stables, ou bien au contraire, si elles varient d'un mois au suivant ou d'une année à l'autre. Les conditions de croissance des végétaux ainsi que les modifications de l'environnement de l'insecte sont inévitables. Pour répondre à cette question, nous avons étudié pendant trois années consécutives les variations de la valeur nutritive de *Cynodon d.*, d'*Eragrostis c.*, d'*Heteropogon c.* et d'*Hyparrhenia r.* en saison chaude et pluvieuse, et en saison fraîche et sèche ainsi qu'en

période transitionnelle chaude et sèche. Les graminées sont toujours fournies en floraison. Le tableau 33 regroupe l'ensemble des données concernant essentiellement le fonctionnement ovarien et la longévité des femelles.

a. Variations saisonnières.

L'étude est effectuée aux mois de février, avril, mai-juin et octobre des années 1972 et 1973 (1).

Cynodon d. est expérimenté en février et mai 1972. Bien que la graminée ait toujours été verte et en floraison, les performances reproductives varient considérablement. Entre ces deux mois, le nombre des femelles ayant pondu diminue des 2/3. La production des œufs par ponte et le nombre de pontes baissent, ce qui réduit la fécondité totale à 6 % de celle obtenue en saison des pluies. Par contre, la longévité augmente.

Tableau 33. Variations saisonnières de l'effet des graminées en floraison sur la reproduction du criquet migrateur en insectarium.

REGIMES ALIMENTAIRES									
<i>Cynodon d.</i>		<i>Eragrostis c.</i>		<i>Heteropogon c.</i>		<i>Hyparrhenia</i>			
1970	1972 / 1970	1972	1973 / 1970	1972	1973 / 1972	1972	1973 / 1972	1972	1973 / 1972
Saison chaude et humide. (février)									
% fp	100	100	100	100	80	80	100	20	20
DP	11	16	14	16	+13	23	23	31	42
NO/p	69	58	50	57	55	28	41	20	15
RP	4	6	5	5	4	7	7	8	.
NP	5,0	5,8	4,5	5,0	5,8	2,0	3,5	3,8	1,0
F/fp	345	340	275	285	320	61	144	77	15
F/f	345	340	275	285	320	49	115	77	3
L	36	52	38	51	38	37	54	68	54
Début de saison sèche. (avril)									
% fp				100					
DP				25					
NO/p				47					
RP				6					
NP				4,8					
F/fp				225					
F/f				225					
L				54					
Saison fraîche et sèche (mai-juin)									
% fp		30		10			0	40	
DP		18		36			.	36	
NP/p		20		25			0	13	
RP		.		.			.	.	
NP		1,0		1,0			0	1,0	
F/fp		20		25			0	13	
F/f		6		2			0	5	
L		+65		+41			48	48	

1) Rappelons que la saison chaude et humide s'étend normalement d'octobre à avril, et la saison fraîche et sèche de mai à septembre.

Saison chaude et sèche. (octobre)

% fp	100
DP	16
NO/P	54
RP	8
NP	3,8
F/fp	220
F/f	220
L	46

% fp : proportion de femelles ayant pondu,
 DP : délai de ponte,
 NO/P : nombre d'œufs par ponte,
 RP : rythme de ponte,
 NP : nombre de pontes,
 F/fp : fécondité totale par femelle ayant pondu,
 F/f : fécondité totale par femelle,
 L : longévité.

Eragrostis c. en février 1973 comme en avril de la même année permet une bonne activité génésique. Toutes les femelles pondent. La fécondité totale diminue par suite d'une baisse du nombre d'œufs par ponte et du nombre moyen de pontes en avril. En revanche, la longévité augmente.

L'année précédente, en 1972, *Eragrostis c.* a été expérimenté en février, mai et octobre. Si l'on compare le mois de mai à celui de février, on constate que le nombre d'individus stériles devient très important, le délai de ponte augmente en même temps que diminuent le nombre d'œufs par ponte et le nombre de pontes. La fécondité totale représente à peine 10 % de celle observée en saison chaude et humide.

En octobre 1972, une élévation de température et l'apparition de pluies précoces entraînent l'amélioration des qualités nutritives d'*Eragrostis c.*, ce qui explique les performances reproductives supérieures à celles du mois de mai, tant au point de vue nombre de femelles participant à la ponte, que délai de ponte, nombre d'œufs par ponte et nombre de pontes. Cependant, la fécondité totale est légèrement inférieure à celle observée en février. Le rythme de ponte s'allonge, la longévité est plus faible.

Eragrostis c. est également expérimenté en début et en fin de saison des pluies en cages sur le terrain. Dans le tableau 34, le nombre de pontes, le rythme de ponte et la longévité calculée après le dépôt de la première oothèque, sont indiqués.

Tableau 34. Influence d'*Eragrostis c.* à l'état de floraison sur la reproduction du criquet migrateur en début et en fin de saison des pluies, en cages sur le terrain.

Femelle N°	Début de saison des pluies (fin décembre 1971 - janvier 1972)			Fin de saison des pluies (mi-janvier — mi-février 1972)		
	NP	RP	DVap.P1	NP	RP	DVap. P1
1	13	3	42 jours	10	3	32 jours
2	10	4	50	9	4	33
3	8	5	40	7	4	27
4	8	3	23	6	5	30
5	8	3	23	2	3	9
6	7	4	26			
7	7	5	27			
8	7	5	37			
9	5	4	20			
10	4	5	38			
moyenne	7,7	4,1	31,6	6,8	3,8	26,2

NP : nombre de pontes par femelle,
RP : rythme de ponte,
DVap.P1 : longévité après la première ponte.

Le nombre de pontes et la longévité tendent à diminuer entre le début et la fin de la saison des pluies bien que les performances reproductives soient toujours très élevées. Le rythme de ponte reste rapide et certaines femelles pondent plus de 10 fois. Dans l'ensemble, les modifications de la valeur nutritive d'*Eragrostis c.* en cages sur le terrain sont faibles bien que cette graminée ait des effets plus favorables sur la reproduction au début de la saison des pluies.

En insectarium, *Heteropogon c.* est expérimenté en février et mai des années 1972-1973. La perte de valeur nutritive de la graminée est beaucoup plus forte que celle observée sur *Cynodon d.* et *Eragrostis c.* à la même époque. La longévité des criquets devient aussi plus faible.

Déjà très défavorable à l'activité ovarienne du criquet migrateur en saison des pluies, *Hyparrhenia r.* l'est encore plus en saison fraîche et sèche, car seule la survie d'individus stériles est possible. Les femelles meurent 2 mois après la mue imaginale avec des ovocytes toujours en état de prévitellogénèse.

D'après ces exemples, la qualité alimentaire des graminées pour le criquet migrateur dépend non seulement de l'espèce, mais aussi de la période de l'année à laquelle la plante est ingérée. Si nous considérons les effets de chaque régime sur l'activité ovarienne, nous pouvons admettre que la valeur nutritive des graminées est maximale en début de saison des pluies, et qu'elle faiblit ensuite. La valeur la plus basse est atteinte en saison fraîche et sèche, elle s'améliore dès que la température s'élève.

b. Variations interannuelles.

Les variations interannuelles de la valeur nutritive des graminées sont étudiées sur *Cynodon d.*, *Eragrostis c.*, *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* aux mois de février 1970, 1972 et 1973.

Cynodon d. expérimenté en février 1970 et en février 1972, permet à toutes les femelles de pondre. Le délai de maturation des ovocytes et le rythme de ponte se sont allongés notablement en 1972. Dans le même temps, le nombre d'œufs par ponte diminue, le nombre de pontes est légèrement supérieur, de telle sorte que la fécondité totale est la même. La longévité moyenne augmente de 15 jours. Les différences entre ces 2 années peuvent être dues à la diminution de la température moyenne qui passe de 27,0° à 25,6°C.

Eragrostis c. assure aussi la reproduction de toutes les femelles en février 1970, 1972 et 1973. Les délais de ponte sont légèrement plus longs en 1972 comme nous l'avons déjà noté pour *Cynodon d.* Toutefois, le rythme de ponte ne subit pas de changement. Le nombre d'œufs par ponte, le nombre de pontes et la fécondité totale changent d'une année à l'autre. En 1973, pour un même mois, les reproductrices augmentent leur fécondité de 14 % par rapport à 1970 avec la même espérance de vie. En 1972 elles vivent plus longtemps mais elles ne sont pas plus fécondes. Par rapport à *Cynodon d.*, *Eragrostis c.* en floraison change de valeur nutritive comme le révèle l'évolution de la production des œufs bien que la vitesse de croissance ovocytaire soit à peu près la même. La pluviométrie en 1970 et 1972 par rapport à 1973 est très différente. Les pluies en 1970 et 1972 ont été abondantes et soutenues depuis décembre. Or, *Eragrostis c.* est une espèce apte à réagir très vite à tout apport en eau. Dans des conditions favorables, elle atteint rapidement le stade de floraison. Donc, au mois de février, la plante est en fleur depuis 2 mois déjà et les dernières

inflorescences n'ont probablement pas la même valeur que les premières. En 1973, les précipitations ne deviennent importantes qu'à partir de janvier, les inflorescences ne se généralisent que vers la moitié de ce mois. Au mois de février, cette graminée en début de floraison permet une augmentation de la production des œufs du criquet migrateur.

Les femelles nourries d'*Heteropogon c.* n'ont pas les mêmes réactions que celles élevées sur les 2 espèces précédentes. En 1972, la valeur nutritive d'*Heteropogon c.* est la plus élevée. Son action porte surtout sur le nombre d'œufs par ponte et finalement sur la fécondité totale. De 1970 à 1973, la proportion de femelles participant à la ponte est stable. Le délai de ponte s'allonge en 1973. Le rythme de ponte est le même, les femelles produisent un nombre d'oothèques légèrement plus élevé. La durée moyenne de vie la plus longue est observée en 1972, année pluviométriquement supérieure à la normale. *Heteropogon c.* est une espèce méso-xérophile qui pousse rarement dans les bas-fonds mais plutôt sur les versants et les hauteurs généralement bien drainés. Cette particularité évite un excès d'humidité pour une année exceptionnellement pluvieuse. Ceci n'est pas le cas des 2 autres espèces, *Cynodon d.* et *Eragrostis c.*

Hyparrhenia r., expérimenté en février 1972 et 1973, est toujours défavorable à la reproduction du criquet migrateur. La maturation ovocytaire dépasse un mois pour les femelles qui pondent, le nombre d'œufs produit est très faible. Seule la survie des femelles est bien assurée.

Cynodon d., *Eragrostis c.*, *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* en floraison ont des potentialités alimentaires bien distinctes. Les effets portent à la fois sur la vitesse et sur le rendement ovarien du criquet migrateur. En saison chaude et humide, leurs qualités nutritives changent d'une année à l'autre. La température n'est généralement pas un facteur limitant à cette période de l'année, néanmoins, elle influe encore sur la vitesse de croissance ovocytaire entre 20° et 25°C. (mesures sous abri météorologique). Le régime pluviométrique (quantité d'eau et séquences des pluies) est déterminant pour le cycle biologique de chaque graminée qui possède un seuil de réactivité propre. Pour un même stade phénologique, les effets de l'ingestion sur le criquet migrateur changent selon l'état physiologique de la plante et l'environnement thermique de l'imago.

Le criquet migrateur se montre très sensible au facteur alimentaire en régime simple. L'espèce graminéenne ainsi que l'état phénologique et physiologique de la plante, l'environnement thermique, influent considérablement sur la fonction de reproduction.

B. ETUDE DES REGIMES MIXTES.

L'effet de la consommation de deux graminées sur la reproduction des imagos est étudié en insectarium dans deux situations. En premier lieu, nous procédons à des changements de régime alimentaire au cours de la vie. En second lieu, nous imposons un régime mixte tout au long de la vie imaginale. Il est ainsi possible de juger les effets synergiques ou antagonistes dus à l'ingestion successive ou simultanée de deux graminées de valeurs nutritives distinctes. Les essais ont lieu en saison chaude et humide, en saison fraîche et sèche et, dans un cas, en saison chaude et sèche (période transitoire).

1. Influence des changements de régime alimentaire pendant la vie imaginale.

a. Saison chaude et humide.

Au début de la saison des pluies 1973, 6 graminées sont étudiées. Elles sont bien représentées dans les régions naturelles fréquentées par le criquet migrateur :

Eragrostis c. pour le plateau de Betioky Sud, la pénéplaine de Bekily-Fota-devro, la bande côtière du Sud-Sud Ouest.

Cenchrus c. pour les plaines côtières Mahafaly et Karimbolo et certaines clairières du plateau Mahafaly.

Enneapogon c. pour les plaines côtières Mahafaly et Karimbolo.

Heteropogon c. et *Hyparrhenia r.* pour le plateau de l'Horombe et les clairières Mahafaly.

Panicum p. pour les plaines côtières Mahafaly et Karimbolo et les clairières du plateau Mahafaly.

Généralement, les ailés effectuent des déplacements importants vers le 10ème jour après la mue imaginale, lorsque la cuticule est durcie. Dans nos essais, les changements de régime alimentaire ont lieu à ce moment là. Les combinaisons suivantes sont expérimentées :

<i>Heteropogon c.</i> puis au 10ème jour <i>Eragrostis c.</i>	
ou	ou <i>Enneapogon c.</i>
	ou <i>Cenchrus c.</i>
<i>Hyparrhenia r.</i>	ou <i>Panicum p.</i>

<i>Heteropogon c.</i> puis au 10ème jour <i>Panicum p.</i>	
et	et
<i>Hyparrhenia r.</i>	<i>Cenchrus c.</i>

Les graminées sont en floraison pendant la première moitié de l'expérience. Puis, l'état de fructification se généralise par suite de l'évolution phénologique. Tous les régimes alimentaires sont étudiés en même temps afin de limiter l'influence des facteurs météorologiques d'une série expérimentale à l'autre. Nous représentons dans le tableau 35 les résultats de chaque essai en consignant les régimes simples et les régimes mixtes (1).

• Combinaison *Heteropogon c.* puis *Enneapogon c.*

Si *Heteropogon c.* est consommé seulement jusqu'au 10ème jour, *Enneapogon c.* accélère le développement ovarien puisque la 1ère ponte est déposée au 25ème jour alors que sur *Heteropogon c.* seul, elle n'a lieu qu'au 31ème jour. Sur *Enneapogon c.* en régime simple, le délai est réduit à 18 jours. *Heteropogon c.* retarde donc la vitellogénèse et son effet se fait sentir même après le changement de régime. Dans la combinaison mixte, toutes les reproductrices pondent comme dans le cas des régimes simples correspondants. La fécondité à la 1ère ponte est inférieure de 11 % par rapport à celle des femelles nourries d'*Enneapogon c.* seul. Elle augmente ensuite, montrant une élimination rapide des effets de la plante ingérée au début de la vie imaginale. La fécondité

1) Les régimes simples servant de référence sont étudiés en même temps que les régimes complexes à cause des variations saisonnières et interannuelles possibles (rappel du tableau 33).

par ponte reste légèrement inférieure à celle obtenue sur *Enneapogon c.* en régime simple. La fertilité des œufs baisse car dans de nombreuses pontes, quelques embryons n'achèvent pas leur développement. Le fonctionnement ovarien est normal, il ressemble à celui des congénères élevés uniquement sur *Enneapogon c.* La longévité des femelles expérimentées en régime mixte est du même ordre de grandeur que celle des criquets nourris d'*Heteropogon c.*

Dans cet exemple, les femelles récupèrent très vite leurs potentialités génésiques dès qu'elles disposent d'une graminée plus favorable.

Tableau 35. Influence des changements de régime alimentaire pendant la vie imaginaire sur la reproduction du criquet migrateur en insectarium.

RA	Nfp	DP	P1	I1	P2	I2	P3	I3	P4	I4	P5	I5	P6	I6	P7	I7	P8	I8	NP/tp	NO/P	F/tp	F/f	VO	L
Ennea c.	5/5	18	53	7	46	5	56	4	62	4	57	5	42	6	27				7,0	49	340	340	91	60
Era c.	5/5+13	59	3	60	3	54	4	57	4	43	4	41							5,8	55	320	320	96+38	
Hetero c.	5/5	31	22	8	25	7	21	10	16										3,8	20	77	77	84	68
Hypa r.	1/5	(31)	(16)																(1,0)	(16)	(16)	(3)	(100)	43
He puis En	5/5	25	47	6	58	5	52	5	41	6	40	6	47	6	38				6,2	47	292	292	75	67
He puis Er	4/5	26	54	5	61	5	54	4	56	4	49	5	45	5	47	7	29		7,2	52	372	298	90	56
He puis Ce	5/5	34	20	9	23	9	16												2,2	21	47	47	86	60
He puis Pa	4/5	32	29	8	23	6	32												2,7	28	76	61	93	76
Hy puis En	5/5	25	56	4	70	4	65	3	68	4	47	5	43						6,8	53	364	364	95	57
Hy puis Er	5/5	28	55	4	57	4	49	4	38	5	39	5	37						5,8	48	280	280	92	53
Hy puis Ce	3/5	31	17	11	24														1,7	22	37	22	59	47
Hy puis Pa	5/5	34	21	5	27	8	25												3,0	23	69	69	86	58
Hy puis Ce	4/5	32	30	6	29	8	26												4,0	29	116	93	93	88
+ +																								
Hy Pa																								

En : Enneapogon c.
 Er : Eragrostis c.
 He : Heteropogon c.
 Hy : Hyparrhenia r.
 Ce : Cenchrus c.
 Pa : Panicum p.

RA : Régime alimentaire

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 25 et suivant.

• Combinaison Heteropogon c. et Eragrostis c.

Comparativement à *Eragrostis c.* ou *Heteropogon c.* seuls avec lesquels toutes les femelles pondent, ici, une reproductrice meurt avant d'avoir pondu. Le nombre d'œufs à la 1ère ponte est légèrement inférieur à celui observé sur *Eragrostis c.* Par contre, il est très supérieur à celui obtenu sur *Heteropogon c.* seul, ce qui indique que l'effet de la 2ème graminée est déterminant. La fécondité totale est élevée surtout grâce au nombre de pontes. Cette combinaison est la plus favorable pour ce critère. La viabilité des œufs est importante. La longévité est intermédiaire entre celles enregistrées sur chacune des 2 graminées. L'examen des ovaires ne montre aucune anomalie. Par conséquent, *Heteropogon c.* imposé en début de vie imaginaire, n'empêche pas les femelles d'acquiescer une importante activité reproductive lorsqu'il est remplacé ensuite par *Eragrostis c.* au lieu d'*Enneapogon c.*

- **Combinaison *Heteropogon c.* puis *Cenchrus c.***

Nous n'avons pas étudié *Cenchrus c.* seul à ce moment de l'année (par contre, il avait été expérimenté l'année précédente), aussi *Heteropogon c.* est-il pris comme référence. Par rapport à ce dernier, toutes les femelles participent à la ponte, avec un délai de ponte aussi important. *Cenchrus c.* n'a donc pas une plus grande valeur pour la reproduction. Une confirmation est donnée par le nombre d'œufs produits à la 1ère ponte qui est du même ordre de grandeur que celui des individus nourris d'*Heteropogon c.* Le nombre de pontes et le nombre d'œufs par ponte sont faibles. Par contre, l'espérance de vie est importante. Nous concluons que *Cenchrus c.* n'est pas très favorable à la reproduction, du moins dans nos conditions expérimentales. La moitié des reproductrices meurent avec des ovocytes chorionnés plus ou moins lysés dans les calices. Les régressions ovocytaires se font en fin de vitellogénèse. Les ovocytes en prévitellogénèse présentent souvent un cytoplasme granuleux, révélant un mauvais état physiologique des femelles.

- **Combinaison *Heteropogon c.* puis *Panicum p.***

Quatre femelles sur 5 pondent. L'activité génésique (délai de ponte, nombre d'œufs par ponte et nombre de pontes) est améliorée si l'on substitue *Panicum p.* à *Cenchrus c.* La grande longévité des individus mérite d'être soulignée. La viabilité des œufs est très bonne. L'examen des ovaires ne révèle pas de régression totale des ovocytes de 1er ordre. Le temps nécessaire à la maturation des œufs nécessite effectivement 1 mois. Les régressions ovocytaires ont lieu tardivement. Elles s'accomplissent rapidement.

- **Combinaison *Hyparrhenia r.* puis *Enneapogon c.***

En substituant *Hyparrhenia r.* à *Heteropogon c.* les 10 premiers jours, le délai de ponte reste de 25 jours. Par contre le nombre d'œufs par ponte est plus élevé jusqu'à la 5ème ponte. Le nombre moyen de pontes est légèrement supérieur, la fécondité totale est plus élevée que sur le mélange *Heteropogon c.* puis *Enneapogon c.* ou même sur *Enneapogon c.* seul. La viabilité des œufs est très bonne. La longévité des femelles est comparable à celle des criquets nourris d'*Enneapogon c.* pendant toute leur vie. *Hyparrhenia r.* agit sur le délai de ponte et peu sur l'activité génésique. Il y a un **effet de synergie d'action** entre *Enneapogon c.* et *Hyparrhenia r.* Cette dernière graminée consommée seule impose une stérilité presque totale des femelles. Par contre, si elle est suivie par *Enneapogon c.*, les performances reproductives deviennent supérieures à celles obtenues sur chacune des 2 graminées. Le fonctionnement ovarien est normal, sans cycle entier de résorption ovocytaire. A la mort des reproductrices, quelques ovocytes chorionnés et lysés restent bloqués dans les ovarioles. D'après l'aspect des traces de ponte (corps résiduels), de nombreuses ovarioles participent à toutes les pontes. Les échecs de la vitellogénèse sont rapides et tardifs, comme en atteste la couleur rouge franc des corps de régression.

- **Combinaison *Hyparrhenia r.* puis *Eragrostis c.***

Par rapport à *Hyparrhenia r.* seul, toutes les femelles pondent. Le délai de ponte est cependant très supérieur à celui observé sur *Eragrostis c.* Le nombre d'œufs à la 1ère ponte est un peu réduit, mais le nombre total de pontes est identique à celui des criquets nourris d'*Eragrostis c.* Il n'y a pas d'allongement des durées des intervalles entre 2 pontes. Les œufs ont une bonne viabilité. L'espérance de vie des femelles est plus élevée que celle obtenue à partir des 2 régimes simples. *Hyparrhenia r.* permet donc à l'insecte de vivre plus longtemps sans affecter sa fécondité potentielle si le régime alimentaire suivant est plus favorable.

- **Combinaison *Hyparrhenia r.* puis *Cenchrus c.***

Si l'on compare cette combinaison avec celle réalisée avec *Heteropogon c.* puis *Cenchrus c.*, les différences sont peu importantes en dehors du nombre de femelles participant à la ponte et du délai de ponte, ce qui montre qu'*Hyparrhenia r.* est plus défavorable au fonctionnement ovarien qu'*Heteropogon c.* Le nombre d'œufs par ponte

est le même, mais la fécondité totale est plus faible. La viabilité des œufs est très moyenne. La longévité des femelles est à peine plus élevée que ce que l'on observe sur *Hyparrhenia r.* expérimenté seul.

• **Combinaison *Hyparrhenia r.* puis *Panicum p.***

Ce régime alimentaire donne à peu près les mêmes performances reproductives que la combinaison *Heteropogon c.* puis *Panicum p.* La fécondité totale est du même ordre de grandeur. La longévité est plus réduite. Par rapport à l'essai précédent, *Panicum p.* est plus favorable que *Cenchrus c.* à l'activité génésique des femelles, mais il est de valeur nutritive très inférieure à *Enneapogon c.* ou *Eragrostis c.*

En résumé, les graminées déjà considérées comme étant favorables à la reproduction de l'imago (*Enneapogon c.* et *Eragrostis c.*) le sont encore et parfois davantage lorsqu'elles sont consommées après une période où une graminée moins favorable est ingérée (*Heteropogon c.* ou *Hyparrhenia r.*) pendant les 10 premiers jours de la vie imaginale. En revanche, les espèces végétales pouvant être considérées comme peu favorables (rappel du tableau 25) comme *Cenchrus c.* et *Panicum p.* n'ont pas de meilleurs effets après la consommation exclusive de graminées comme *Heteropogon c.* ou *Hyparrhenia r.*

A la suite de ces essais, il nous a paru utile d'expérimenter les combinaisons les plus défavorables à la reproduction du criquet migrateur, en regroupant 2 à 2 les graminées. Durant les 10 premiers jours, *Heteropogon c.* est mélangé à *Hyparrhenia r.* puis *Cenchrus c.* à *Panicum p.* Cet essai est destiné à montrer si ces deux groupes de plantes agissent au même niveau de la physiologie de l'insecte, ou bien si elles présentent certaines complémentarités d'action. D'après l'analyse du contenu des fèces, le régime alimentaire est le suivant :

- première période : 70 % d'*Heteropogon c.* et 30 % d'*Hyparrhenia r.*
- deuxième période : 80 % de *Cenchrus c.* et 20 % de *Panicum p.*

Les résultats indiqués dans le tableau 35 révèlent que la majorité des femelles pondent après un délai de ponte comparable à celui observé avec les 2 premières graminées consommées. Le nombre d'œufs par ponte est à peine supérieur. Par contre, le nombre de pontes est plus élevé. Il est intéressant de constater que la fécondité totale est supérieure à celle obtenue chez les individus nourris d'*Heteropogon c.*, d'*Hyparrhenia r.*, d'*Heteropogon c.* ou d'*Hyparrhenia r.* suivis de *Cenchrus c.* ou de *Panicum p.* Nous concluons que ces mélanges ont des effets bénéfiques pour l'insecte c'est-à-dire qu'il y a des effets synergiques apportés par la consommation simultanée de 2 espèces végétales. La longévité est aussi considérablement accrue.

En conclusion, dans nos conditions expérimentales, *Hyparrhenia r.* et *Heteropogon c.* consommés pendant les 10 premiers jours de la vie imaginale de l'insecte, ont des effets pratiquement limités à la période d'ingestion, car l'évolution ultérieure de l'activité génésique dépend surtout de l'espèce graminéenne qui lui succède. Ainsi, lorsque *Eragrostis c.* et *Enneapogon c.*, graminées considérées comme étant favorables à la reproduction, sont ingérées après 10 jours, il se produit une récupération presque totale des capacités génésiques du *Locusta*. L'effet dépresseur plus marqué d'*Hyparrhenia r.* s'observe par un retard dans le déclenchement de la vitellogénèse même si la 2ème graminée est *Eragrostis c.* ou *Enneapogon c.*. Cependant, le nombre d'œufs à la 1ère ponte ne diffère pas de celui obtenu dans le cas où chacune de ces 2 plantes sont ingérées dès le début de la vie imaginale. Pour les combinaisons *Hyparrhenia r.* puis *Enneapogon c.* et *Heteropogon c.* puis *Eragrostis c.*, on assiste même à un effet de synergie très net : le niveau de production d'œufs des femelles participant à la ponte dépasse celui des criquets maintenus en régime simple sur *Eragrostis c.* ou *Enneapogon c.* Les régimes mixtes les plus favorables dans la nature concernent donc les populations acridiennes vivant sur le plateau de l'Horombe, les plaines de Befandriana ou les clairières Mahafaly et qui colonisent secondairement les friches en période de ponte. D'après les expériences effectuées en 1972, *Cenchrus c.* et

Panicum p. ont des valeurs nutritives supérieures à *Hyparrhenia r.*, équivalentes à *Heteropogon c.* De ce fait, il y a peu de changements dans les performances des reproductrices qui ont d'abord reçu *Heteropogon c.* par rapport à celles des congénères qui ne sont nourries que de *Cenchrus c.* ou de *Panicum p.* Dans le cas d'*Hyparrhenia r.*, l'influence défavorable est plus durable sur le développement ultérieur de l'insecte, car les qualités nutritives de *Cenchrus c.* et de *Panicum p.* sont faibles. Les espèces graminéennes peu favorables à la reproduction du criquet lorsqu'elles sont consommées séparément, peuvent devenir sensiblement meilleures au fonctionnement ovarien si elles sont ingérées ensemble.

b. Saison fraîche et sèche.

En saison fraîche et sèche, *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* sont en fructification. Ils sont fournis aux criquets sous forme de feuilles vertes, plus ou moins desséchées, durant les 10 premiers jours de captivité des insectes. Aucune des femelles n'a pondu avant d'être expérimentée. Elles sont jeunes mais cependant à divers stades de vitellogénèse ce qui exclu l'établissement du délai de ponte et de la longévité. Ces critères sont remplacés par la durée de vie avant la 1ère ponte et par la durée de vie en cages. Les combinaisons suivantes sont expérimentées :

Heteropogon c. puis *Eragrostis c.* en chaumes,
Heteropogon c. puis *Panicum p.* vert en floraison,
Hyparrhenia r. puis *Eragrostis c.* en chaumes,
Hyparrhenia r. puis *Cenchrus c.* en floraison,
Hyparrhenia r. puis *Enneapogon c.* pour moitié en fructification, pour moitié en chaumes.

A ceci, s'ajoute *Hyparrhenia r.* expérimentée essentiellement sous forme de vieilles feuilles en régime simple. Les résultats figurent dans le tableau 36.

• Combinaison *Heteropogon c.* puis *Eragrostis c.*

Une femelle sur 5 pond une vingtaine d'œufs. La durée de vie des femelles en cages, en atteignant 2 mois et demi, est la plus longue de tous les essais qui se sont déroulés à cette période de l'année. A la mort, les ovaires sont peu développés. Les corps de régression ovocytaire sont hétérogènes. La croissance des ovocytes d'un même rang n'est pas synchrone.

Tableau 36. Influence des changements de régime alimentaire pendant la vie imaginale sur la reproduction du criquet migrateur en insectarium en saison fraîche et sèche.

RA	Nfp	DVav	P1	I1	P2	I2	P3	I3	P4	NP/fp	NO/P	F/fp	F/f	VO	DV	en cage
He puis Er	1/5	22	25							1,0	25	25	5	40		72
He puis Pa	1/5	40	24	21	15					2,0	19	39	8	92		52
Hy puis Er	0/5									0,0	0	0	0	0		45
Hy puis Ce	0/5									0,0	0	0	0	0		39
Hy puis En	3/5	36	39	10	40	8	33	12	18	2,3	40	93	56	70		61
Hyparrhenia r.	0/5									0,0	0	0	0	0		61

He : *Heteropogon c.*
Er : *Eragrostis c.*
Pa : *Panicum p.*
Hy : *Hyparrhenia r.*
Ce : *Cenchrus c.*
En : *Enneapogon c.*

Etant donné le très faible nombre de femelles participant à la ponte et le nombre de pontes recueillies, les valeurs concernant la production des œufs ne sont pas des moyennes mais des données individuelles fournies à titre indicatif, sauf pour la combinaison Hy puis En à la 1ère ponte.

- **Combinaison *Heteropogon c.* puis *Panicum p.***

Dans ce régime, *Panicum p.* encore vert et en floraison augmente légèrement la fécondité des femelles. Une seule reproductrice pond 2 fois après un intervalle de temps assez long. La viabilité embryonnaire est très élevée. Après 34 jours d'élevage, une femelle garde encore des téguments un peu mous et des ovaires en prévitellogénèse. Les autres criquets ont à peine commencé leur vitellogénèse lorsqu'ils meurent.

- **Combinaison *Hyparrhenia r.* puis *Eragrostis c.***

Hyparrhenia r. puis *Eragrostis c.* offerts à l'état de vieilles feuilles ou de chaumes entraînent une stérilité complète des femelles. L'une d'elles constitue presque une exception car, à sa mort au 52ème jour d'élevage, ses ovaires contiennent 7 ovocytes chorionnés restés dans les ovarioles. Les ovaires sont généralement sains bien que peu développés.

- **Combinaison *Hyparrhenia r.* puis *Cenchrus c.***

Toutes les femelles sont stériles. Certaines meurent au bout de 20 jours, d'autres après 2 mois de captivité. Dans tous les cas les ovocytes sont très peu développés. Le nombre d'ovocytes individualisés dans chaque ovariole est peu élevé. Les conditions générales de croissance ovocytaire en cette saison sont donc mauvaises.

- **Combinaison *Hyparrhenia r.* puis *Enneapogon c.***

Le remplacement de *Cenchrus c.* par *Enneapogon c.* après une consommation exclusive d'*Hyparrhenia r.* permet une récupération appréciable de l'activité génésique des femelles. Trois criquets sur 5 pondent respectivement 1, 2 et 4 fois. Les 2 autres meurent au bout de 55 jours de captivité. La durée de vie avant ponte est longue, de l'ordre d'1 mois, mais la production d'œufs est élevée pour la saison. L'intervalle de ponte est grand. Par conséquent, la stérilité observée chez les femelles des autres combinaisons est certainement imputable aux conditions thermiques de la saison, mais aussi à la baisse de la valeur nutritive des graminées expérimentées.

- ***Hyparrhenia r.***

Pour établir si le fonctionnement ovarien est bien déclenché par l'ingestion d'*Enneapogon c.*, nous avons expérimenté *Hyparrhenia r.* en régime simple. Les femelles demeurent stériles bien que vivant longtemps. Les ovocytes sont restés en prévitellogénèse chez des reproductrices âgées de plus de 50 jours. Quelques unes présentent des ovaires en tout début de vitellogénèse avec des régressions ovocytaires discrètes. Ainsi, après 2 mois de vie en cage, les criquets nourris d'*Hyparrhenia r.* ont un développement ovarien rappelant celui des individus âgés de 10 jours et alimentés d'*Enneapogon c.* en saison des pluies. Nous avons montré qu'à cette période de l'année, la succession *Hyparrhenia r.* puis *Enneapogon c.* a des effets synergiques. Il est probable qu'il en va de même, dans une moindre mesure, en saison sèche.

Le ralentissement considérable du fonctionnement ovarien en saison fraîche et sèche est provoqué en partie seulement par la diminution de la température ambiante, car les performances sont largement améliorées si la valeur nutritive des graminées est suffisante comme il est démontré dans la combinaison *Hyparrhenia r.* puis *Enneapogon c.* L'abaissement de la température diminue les possibilités de réponse des reproductrices au facteur alimentaire ce qui explique l'homogénéisation (apparente ou réelle) de la valeur nutritive des formations herbacées en saison fraîche et sèche. Dans la nature, ces deux facteurs sont liés. Il serait intéressant de reprendre ces essais en enceintes climatisées en utilisant toujours des graminées sauvages pour dissocier l'effet des facteurs écologiques (température, humidité de l'air et photopériode parmi les plus importants) susceptibles d'agir sur la reproduction du criquet migrateur.

2. Influence des régimes mixtes maintenus pendant toute la vie imaginale.

a. Saison chaude et humide.

Deux types de combinaisons alimentaires sont expérimentés : un mélange de 2 graminées qui prises isolément sont peu favorables au fonctionnement ovarien (*Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.*) et un mélange de 2 graminées au contraire favorables à la production des œufs (*Eragrostis c.* et *Digitaria b.*). Dans ce dernier cas, deux essais sont effectués : l'un en début et l'autre en fin de saison des pluies de façon à dégager les changements de valeurs nutritives en l'espace de quelques semaines. Pour chaque série expérimentale, (tableau 37) les graminées sont expérimentées sur 5 couples en régimes simples et en régimes mixtes. On peut remarquer que les effets des régimes basés sur *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* ont déjà été discutés (tableau 35) puisqu'ils sont étudiés en début de saison des pluies. Il est cependant utile de rappeler les principales caractéristiques pour comprendre l'effet des mélanges. Nous insisterons en particulier sur l'état des ovaires à la mort des femelles.

• Combinaison *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* (début de saison des pluies)

Sur *Heteropogon c.* fourni seul, toutes les femelles parviennent à pondre après 1 mois de maturation ovocytaire, ce qui est relativement long pour la saison. En comparaison des individus élevés sur *Eragrostis c.*, les intervalles de ponte et la longévité totale sont 2 fois plus longs. Malgré un nombre de pontes relativement élevé, la fécondité totale des femelles nourries d'*Heteropogon c.* est faible à cause du petit nombre d'œufs produit à chaque ponte. La viabilité des œufs est variable d'une ponte à l'autre. Par ailleurs, plusieurs oothèques ont été entièrement détruites par les nématodes. La croissance des ovocytes est lente mais homogène. Malgré un délai de maturation important, tous les œufs de la 1ère ponte sont issus de l'ovocyte le plus basal. Il n'y a pas de cycles entiers de régression entre deux pontes successives. Quelques ovocytes chorionnés restent bloqués dans les ovarioles. Ceux qui sont en vitellogénèse sont le plus souvent en mauvais état. Le corps gras est peu abondant.

En comparaison, *Hyparrhenia r.* est très défavorable à la reproduction du *Locusta*. Une seule femelle pond 16 œufs, tous issus du 1er ovocyte et parfaitement viables. Les 4 autres femelles demeurent stériles. A leur mort, les ovaires sont dans la plupart des cas en prévitellogénèse même après plus de 3 mois de vie imaginale.

Tableau 37. Influence des régimes alimentaires mixtes sur la reproduction du criquet migrateur en insectarium et en saison chaude et humide.

RA	Nfp	DP	P1	I1	P2	I2	P3	I3	P4	I4	P5	I5	P6	I6	P7	I7	P8	NP	NOP	F/fp	F/f	VO	L
Début de saison des pluies.																							
Heteropogon	5/5	31	22	8	25	7	21	10	16									3,8	20	77	77	84	68
Hyparrhenia	1/5	(31)	(16)															(1,0)	(16)	(16)	(3)	(100)	43
He + Hy	4/5	47	21															1,5	18	27	22	46	73
Eragrostis	5/5+13	59	3	60	3	54	4	57	4	43	4	41						5,8	55	320	320	96	+38
Digitaria	5/5	18	53	5	52	4	47	5	42	5	30	6	35					5,2	43	230	230	91	36
Er+ Di	5/5	17	53	4	65	4	67	4	67	4	64	4	63	3	66	4	57	6,6	61	400	400	97	46
Fin de saison des pluies.																							
Eragrostis	5/5	25	49	5	52	4	52	6	46	6	47							4,8	47	225	225	93	54
Digitaria	2/5	(22)	(45)	(7)	(44)	(6)	(44)	(9)	(30)	(7)	(23)							(6,0)	(37)	(215)	(86)	(93)	71
Er+ Di	4/5	24	42	7	38	8	38	7	39									4,2	40	167	134	85	57

Les moyennes de la production des œufs à chaque ponte concernent au moins trois individus, sauf dans le cas d'*Hyparrhenia r.* et de *Digitaria b.* où le nombre de femelles participant à la ponte est inférieur. Pour *Eragrostis c.*, le délai de ponte réel est supérieur à 13 jours car l'âge exact de toutes les femelles n'est pas connu. Il en va de même pour la longévité. La fécondité moyenne totale et la durée de vie sont calculées d'après les données individuelles.

Le corps gras est très peu abondant. Tous les ovocytes en prévitellogénèse sont normaux. Une femelle ayant vécu 39 jours a déjà résorbé 2 cycles entiers d'ovocytes. Ces échecs ont lieu en début de vitellogénèse car les corps de régression sont petits et de couleur pâle.

Combinés, *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* représentent l'association graminéenne des biotopes mésohygrotophiques des régions du plateau de l'Horombe, de la plaine de Befandriana-Sud et des clairières Mahafaly. Les imagos consomment régulièrement trois fois plus d'*Heteropogon c.* que d'*Hyparrhenia r.* Quatre femelles sur 5 parviennent à pondre 1 fois après une maturation ovocytaire de un mois et demi. Une seule de ces femelles pondra encore 2 fois. Le nombre d'œufs par ponte est du même ordre de grandeur que celui obtenu sur *Heteropogon c.* Le nombre moyen de pontes par femelle est intermédiaire. Les variations individuelles sont importantes. Une femelle reste stérile pendant 70 jours tandis qu'une autre pond 3 fois dans le même temps. Le régime des parents paraît affecter la viabilité des œufs dans cette série expérimentale car, après 10 jours d'incubation, les œufs sont peu turgescents. Le fonctionnement ovarien est normal. Tous les œufs de la 1ère ponte sont issus du premier étage d'ovocytes et bien que la vitellogénèse soit lente, elle est complète dans 20 % des cas. Les régressions ovocytaires sont tardives. La femelle stérile a effectué plusieurs cycles abortifs au cours de la vitellogénèse, ce qui indique un métabolisme intermédiaire entre ceux observés dans le cas des deux régimes simples. En dépit de la faible activité génésique, le corps gras est peu abondant.

En résumé, l'association d'*Heteropogon c.* à *Hyparrhenia r.* améliore sensiblement la fonction de reproduction du criquet migrateur par rapport à celle des individus nourris exclusivement sur *Hyparrhenia r.*, mais l'effet dépresseur de cette dernière graminée se répercute encore sur le délai de ponte.

• Combinaison *Eragrostis c.* et *Digitaria b.* (début de saison des pluies)

Sur *Eragrostis c.*, toutes les femelles pondent. Au moment de leur mise en élevage, les imagos sont déjà âgés de quelques jours, aussi le temps écoulé avant la 1ère ponte est-il inférieur de 3 à 4 jours au délai de ponte réel. Le nombre d'œufs par ponte assez élevé, reste stable jusqu'à la 4ème ponte. Ensuite il tend à diminuer. Les femelles produisent en moyenne presque 6 pontes. La fécondité totale est élevée. La longévité est par contre brève. La viabilité des œufs est très bonne. Le fonctionnement ovarien est sain, avec des marques résultant d'une activité génésique importante : relâchement de la gaine ovariolaire, tendance à une désynchronisation de la vitellogénèse, réduction de la taille du gemarium.

Digitaria b. permet également à toutes les femelles de pondre. Le délai de ponte est assez court. Le nombre de pontes déposé est un peu inférieur à celui des criquets élevés sur *Eragrostis c.* Le nombre d'œufs par ponte est aussi plus faible. De même les intervalles de ponte sont plus longs. L'effet du vieillissement de la reproductrice se fait sentir dès la 3ème ponte. La viabilité embryonnaire est bonne. L'espérance de vie est faible, elle est en moyenne de 1 mois. A la mort des femelles, l'examen des ovaires montre un fonctionnement sain.

Nourris à la fois d'*Eragrostis c.* et de *Digitaria b.*, les criquets consomment toujours beaucoup plus d'*Eragrostis c.* (70 %) que de *Digitaria b.* Comme dans les deux essais précédents, toutes les femelles pondent. La production d'œufs par ponte est nettement plus élevée que celle des individus élevés sur chacune de ces 2 plantes. L'augmentation du nombre de pontes est aussi sensible, ce qui accroît notablement la fécondité totale. Les œufs sont presque tous viables. La longévité est également améliorée. La combinaison de ces 2 graminées apparaît donc bénéfique pour la reproduction de l'insecte. Curieusement, on observe une augmentation du nombre d'œufs de la 2ème à la 7ème ponte. Le fonctionnement ovarien est sain, les quelques altérations remarquées sont tout à fait normales chez des reproductrices âgées.

En définitive, ce mélange permet d'obtenir de meilleures performances reproductives que chacune des 2 graminées dont il est composé. Il en allait de même pour *Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* dans une plus faible mesure.

• **Combinaison *Eragrostis c.* et *Digitaria b.* (fin de saison des pluies)**

Nous avons renouvelé l'expérience précédente en fin de saison des pluies (environ 1 mois et demi après). *Eragrostis c.* comme *Digitaria b.* sont en début de fructification et même en voie de dessèchement.

Dans le cas d'*Eragrostis c.* seul, toutes les femelles participent à la ponte, mais après un délai de ponte plus long (en début de saison des pluies ce délai est estimé à 17 ou 18 jours environ). La fécondité est également moins élevée. Elle est due à une diminution du nombre d'œufs par ponte et du nombre de pontes. Les intervalles de ponte s'allongent, la longévité augmente. Les œufs sont toujours très viables. La production d'œufs diminue à partir de la 4ème ponte. Le fonctionnement ovarien est homogène et sain, bien qu'il soit plus lent.

Dans le même temps, *Digitaria b.* ne permet plus qu'à 2 femelles sur 5 de pondre après une maturation ovocytaire plus lente qu'en début de saison des pluies. Toutefois, elle est plus courte que celle des criquets nourris d'*Eragrostis c.* expérimentés à la même époque. (Nous remarquerons que les moyennes concernent un plus grand nombre d'individus dans la série *Eragrostis c.* que dans celui-ci). Le nombre de pontes reste élevé, mais la production d'œufs à chaque ponte diminue comme pour les femelles nourries d'*Eragrostis c.* Par rapport au nombre de reproductrices expérimentées, la fécondité totale apparaît plus réduite pour *Digitaria b.* que pour *Eragrostis c.* entre le début et la fin de la saison des pluies. La longévité augmente. Des rétentions ovocytaires sont observées. Le fonctionnement ovarien reste encore normal car il n'y a pas de cycle entiers de régression ovocytaire.

Lorsque les deux graminées sont offertes ensemble, les imagos ingèrent un peu plus de *Digitaria b.* qu'en début de saison des pluies (40 %). Quatre femelles sur 5 pondent, ce qui est intermédiaire aux résultats obtenus sur chacune des 2 graminées. Le nombre d'œufs produits par ponte est légèrement supérieur à celui des criquets élevés sur *Digitaria b.* seul. La fécondité par femelle ayant pondu diminue. L'espérance de vie est assez proche de celle observée sur les reproductrices expérimentées sur *Eragrostis c.* Le fonctionnement ovarien est normal, bien que l'on remarque toutes les caractéristiques qui attestent de sa lenteur : gradient de croissance important entre les ovocytes d'une même ovariole, grande taille des ovocytes en prévitellogénèse.

Du début à la fin de la saison des pluies, les valeurs nutritives d'*Eragrostis c.* et de *Digitaria b.* ont diminué bien qu'en proportions différentes. Offertes ensemble en fin de saison des pluies, les effets de ces 2 graminées ne se cumulent plus comme avant. Cet essai montre toute la complexité de l'influence du facteur alimentaire en particulier sur la reproduction du criquet migrateur, lorsqu'il s'agit de régimes mixtes.

b. Saison fraîche et sèche.

Les combinaisons graminéennes expérimentées sont les suivantes :

Eragrostis c. et *Cynodon d.*

Eragrostis c. et *Aristida c.b.*

Eragrostis c. et *Heteropogon c.*

Les graminées sont en fructification et sont fournies aux criquets sous forme de feuilles vertes. *Eragrostis c.* est présent dans chaque régime car c'est l'espèce végétale la plus susceptible de permettre des performances ovariennes suffisantes pour mettre en évidence les effets de graminées qui l'accompagnent. Elle est toujours consommée en majorité (80 % si la seconde plante est *Cynodon d.*, 70 % si c'est de l'*Aristida c.b.* et 85 % s'il s'agit d'*Heteropogon c.*). Chaque graminée faisant partie du mélange est expérimentée sur 7 à 10 couples selon les disponibilités du matériel vivant. Les femelles n'ont pas pondu au moment de leur mise en élevage, mais certaines sont déjà en vitellogénèse, ce qui exclu l'établissement du délai de ponte et de la longévité réelle à l'état imaginal. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 38.

Tableau 38. Influence des régimes alimentaires mixtes sur la reproduction du criquet migrateur en insectarium en saison fraîche et sèche.

RA	Nfp	NP	NO/P	F/fp	F/f	DV en cages
<i>Eragrostis c.</i>	1/10	1,0	25	25	2	41
<i>Cynodon d.</i>	2/7	1,0	19	19	5	65
<i>Aristida c.b.</i>	0/8	0,0	0	0	0	52
<i>Heteropogon c.</i>	0/9	0,0	0	0	0	48
Era et Cyno	1/10	1,0	15	15	1	50
Era et Ari	3/9	1,3	27	32	11	51
Era et Hetero	1/7	1,0	28	28	4	57

Etant donné le petit nombre de femelles ayant pondu, les valeurs individuelles sont fournies à titre indicatif.

• Combinaison *Eragrostis c.* et *Cynodon d.*

Elevée sur *Eragrostis c.*, une seule reproductrice sur 10 pond après 36 jours de captivité. Les œufs proviennent du 1er et du 2ème étage d'ovocytes. Cette origine mixte est la conséquence d'un métabolisme ovarien très lent avec une désynchronisation de la vitellogénèse. A la mort de cette femelle au 49ème jour, le 3ème ovocyte est au maximum de la vitellogénèse. Le ralentissement du fonctionnement ovarien à cette saison est encore plus net chez une femelle qui présente au 51ème jour d'expérimentation des ovocytes de 1er ordre en début de vitellogénèse. La résorption totale d'un étage d'ovocytes est observé chez quelques individus.

Sur *Cynodon d.*, 2 femelles parmi les 7 pondent. En fait, l'une d'elle dépose des œufs au bout de 9 jours (suivi de 96 jours en cage sans nouvelle ponte) et l'autre après 27 jours. Or, les œufs produits au 9ème jour d'élevage ne peuvent être attribués aux effets de *Cynodon d.*, car la maturation ovocytaire est beaucoup plus longue à cette période de l'année. De nombreux cycles entiers de régression ovocytaire ont lieu au début de la vitellogénèse. Le nombre d'œufs par ponte est très inférieur à celui observé

chez les criquets nourris d'*Eragrostis c.*, qui est lui-même déjà très faible. La durée de vie en élevage dépasse 2 mois.

En associant *Eragrostis c.* à *Cynodon d.*, le nombre de femelles participant à la ponte est toujours très faible. Une seule oothèque est recueillie après 1 mois. Elle contient 15 œufs. Dans l'ensemble, le fonctionnement ovarien est hétérogène. Les corps de régression sont nets et bien colorés. Deux femelles qui n'ont jamais pondu ont un petit nombre d'ovocytes chorionnés bloqués dans les oviductes à leur mort.

- **Combinaison *Eragrostis c.* et *Aristida c.b.***

Avec *Aristida c.b.* en régime simple, aucune femelle ne pond durant les 52 jours de vie en cage. Le nombre de cycles entiers de résorption ovocytaire est variable : il y en a 3 chez une femelle morte au 50ème jour d'élevage, alors que chez d'autres, seuls le 1er et le 2ème étage d'ovocytes sont résorbés après des durées de vie équivalentes.

Lorsqu'on ajoute *Eragrostis c.* à *Aristida c.b.*, les performances reproductives s'améliorent, bien qu'*Aristida c.b.* ne compose que 30 % du régime. Deux femelles sur 9 pondent une fois, et une 3ème, 2 fois avec une trentaine d'œufs par ponte. Le type de fonctionnement ovarien varie d'un individu à l'autre. Une femelle présente à son 67ème jour 7 cycles de régression ovocytaire successifs alors qu'une autre garde des ovaires en prévitellogénèse après 50 jours de captivité. Cette combinaison est plus favorable à l'activité ovarienne du criquet migrateur que chacune des 2 graminées prises isolément.

- **Combinaison *Eragrostis c.* et *Heteropogon c.***

Sur un régime basé uniquement d'*Heteropogon c.*, aucune femelle ne pond pendant les 2 mois de vie en captivité. A leur mort, 3 reproductrices ont des ovocytes chorionnés (5, 9 et 10) dans les oviductes. Les cycles de régression ovocytaire sont nets. Les réserves en corps gras sont peu importantes.

En associant *Eragrostis c.* à *Heteropogon c.*, l'espérance de vie atteint presque 2 mois. Une seule femelle dépose 28 œufs après 41 jours de vie en cage. Le fonctionnement ovarien est sain bien que lent avec des régressions successives et des stades de vitellogénèse peu avancés. Les réserves en corps gras sont par contre assez abondantes.

Durant la saison fraîche et sèche, *Eragrostis c.*, *Cynodon d.*, *Aristida c.b.* et *Heteropogon c.* offerts séparément ou ensemble, sont très peu favorables à la reproduction du criquet migrateur :

- 80 % des femelles ne pondent pas.
- Les reproductrices les plus fécondes ne pondent que 2 fois.
- Le nombre moyen d'œufs par femelle participant à la ponte est de 25 œufs par ponte.
- Le temps de mûrissement des ovocytes est très long. Un ou 2 cycles entiers de régression ovocytaire précèdent souvent la réussite partielle d'une vitellogénèse.
- Le type de fonctionnement ovarien est très hétérogène d'une femelle à l'autre au sein d'une même série expérimentale.
- Si une grande longévité s'accompagne généralement de nombreux cycles successifs de régression ovocytaire, certaines femelles gardent des ovaires en prévitellogénèse au bout de 1 à 2 mois d'expérimentation.
- La présence d'ovocytes chorionnés bloqués dans les oviductes à la mort des femelles stériles est fréquente.

Ces caractéristiques se retrouvent en proportions variables chez tous les insectes et dépendent finalement assez peu du régime alimentaire fourni. En saison fraîche, il y a homogénéisation des valeurs nutritives des graminées pour l'activité génésique du criquet migrateur. Le seul critère biologique en faveur de la survie de l'espèce est la grande longévité des insectes qui permet à quelques femelles de pondre.

c. Saison chaude et sèche.

Au début des expériences, en septembre 1972, les températures sont relativement élevées en l'absence des pluies. Ce mois marque le départ d'une saison intermédiaire chaude et sèche pendant laquelle nous avons entrepris des essais pour dissocier l'effet de la température et celui de la valeur nutritive intrinsèque des graminées. Les espèces végétales expérimentées sont : *Cynodon d.*, *Hyparrhenia r.* et *Eragrostis c.* Les 2 premières se rencontrent encore vertes, bien turgescentes et en floraison dans les bas-fonds des biotopes à *Locusta*. La dernière graminée caractérise les sites de pontes. Elle peut, à la moindre pluie, reverdir très vite à cette période de l'année. Toutes les plantes sont présentées en floraison. Pour chaque régime simple ou composé, 10 à 11 couples de criquets sont mis en élevage. Le délai de ponte et la longévité sont systématiquement sous-estimés car il est difficile de trouver des ailés venant juste d'émerger dans la nature au moment des essais. Les pontes déposées avant 10 jours de mise en élevage de la femelle sont exclues des moyennes, étant donné que la durée de maturation des ovocytes est généralement supérieure à ce laps de temps même en début de saison chaude. Les résultats fournis sous forme de moyennes sont représentés dans le tableau 39.

Tableau 39. Influence des régimes alimentaires mixtes sur la reproduction du criquet migrateur en insectarium en saison chaude et sèche.

RA	Nfp	DVavP1	P1	I1	P2	I2	P3	I3	P4	I4	P5	NP/fp	NO/P	F/fp	F/f	VO	DV	en cage
Cyno d.	9/10	24	37	13	30	11	28					2,1	33	69	62	83		45
Era c.	10/10	17	56	8	55	7	54	8	64	8	59	3,9	58	220	220	82		39
Hypa r.	3/10	34	20									1,0	20	20	6	73		39
Cy et Er	9/10	15	47	9	54	7	52	10	44			2,6	49	150	135	88		31
Cy et Hy	5/11	28	24									1,4	21	29	13	87		49

Cy : *Cynodon d.*

Er : *Eragrostis c.*

Hy : *Hyparrhenia r.*

• Combinaison *Cynodon d.* et *Eragrostis c.*

Sur *Cynodon d.*, 9 femelles sur 10 pondent au bout de 3 semaines de captivité. Les intervalles de ponte sont réguliers pour les 3 premières pontes (12 jours en moyenne si l'on excepte une femelle qui n'a déposé sa 2ème ponte qu'au bout d'un mois). Les adultes vivent environ 1 mois et demi en cage. Le nombre d'œufs par ponte est faible. Il diminue progressivement au fur et à mesure du vieillissement de la femelle. Les reproductrices pondent en moyenne un peu plus de 2 fois. Une seule demeure stérile après 28 jours d'élevage. La viabilité des œufs est bonne. Toutes les 1ères pontes sont issues du 1er ovocyte, les pontes suivantes proviennent des ovocytes sus-jacentes car il n'y a pas eu de cycle entier de régression. Les corps de résorption ovocytaires sont de couleur rouge franc, ce qui indique un échec tardif au cours de la

vitellogénèse. La croissance ovarienne est parfois hétérogène, les floculations cytoplasmiques sont fréquentes dans les cellules en prévitellogénèse.

Dans le même temps, toutes les femelles nourries d'*Eragrostis c.* pondent et produisent 2 fois plus d'oothèques. Le nombre d'œufs par ponte est également plus élevé. On n'observe pas de diminution de l'activité génésique avec l'âge de la reproductrice. Les intervalles de ponte sont plus rapides que chez les criquets nourris de *Cynodon d.* En contre partie, l'espérance de vie est plus faible en élevage. Les œufs ont une viabilité à peu près équivalente. Les ovaires se nécrosent très rapidement après la mort de la femelle. Les individus les moins féconds présentent le plus grand nombre de cycles de régression ovocytaire. Dans tous les cas, la 1ère ponte est issue du 1er ovocyte. L'examen des ovaires d'une femelle qui a pondu 6 fois révèle que certaines ovarioles ont participé à toutes les pontes.

Le mélange *Cynodon d.* et *Eragrostis c.* permet à 9 femelles sur 10 de pondre au bout d'une quinzaine de jours après la mise en élevage. Les femelles consomment 20 % de *Cynodon d.* et 80 % d'*Eragrostis c.* Par rapport à *Eragrostis c.* seul, le nombre d'œufs par ponte et le nombre de pontes diminuent, ce qui amène la fécondité totale à une valeur intermédiaire entre celles obtenues à partir des 2 graminées considérés en régime simple. Les œufs produits sont très viables. Les ovaires à la mort de la reproductrice sont sains, les échecs de la vitellogénèse se produisent tardivement. Les ovocytes en prévitellogénèse sont bien individualisés et de taille normale. Pour ce mélange, les performances reproductives des femelles du criquet migrateur sont généralement comprises entre celles enregistrées sur les régimes simples correspondants.

• Combinaison *Cynodon d.* et *Hyparrhenia r.*

Sur *Hyparrhenia r.*, trois femelles sur 10 pondent. Il est probable que le délai de ponte réel doit être supérieur à 3 semaines car une femelle mise en élevage peu de temps après son émergence présente encore des ovaires en prévitellogénèse 18 jours après. La production des œufs résultant de l'effet d'*Hyparrhenia r.* est faible (20 œufs). Les pontes écartées du calcul des moyennes car déposées avant 10 jours de captivité en contenaient 52. Toutes les pontes déposées ainsi proviennent du 1er étage d'ovocytes ; ensuite, 2 à 3 étages ovocytaires résorbent complètement après un début de vitellogénèse (1). La seule ponte de deuxième rang provient du 2ème étage d'ovocytes. Toutes les autres femelles restées stériles présentent 2 à 3 cycles de vitellogénèse abortives. Le corps gras est peu abondant et les ovocytes en prévitellogénèse ont un cytoplasme granuleux.

L'influence d'*Hyparrhenia r.* sur le fonctionnement ovarien se caractérise ainsi :

- chez les femelles très jeunes, cette graminée ne permet pas le déclenchement de la vitellogénèse. Les ovaires demeurent en prévitellogénèse pendant très longtemps, sinon toute la vie.

- si la maturation ovocytaire est juste engagée au moment où la femelle doit se nourrir exclusivement d'*Hyparrhenia r.*, il se forme plusieurs cycles entiers de régressions ovocytaires.

- ce n'est que lorsque la vitellogénèse est pratiquement achevée qu'*Hyparrhenia r.* permet la réalisation d'une ponte, mais les ovocytes suivants régressent après un début de croissance vitelline.

1) Il est important de noter qu'*Hyparrhenia r.*, déjà connu comme étant peu propice à l'activité génésique des femelles, assure quand même l'achèvement de la maturation ovocytaire si celle-ci est bien engagée.

Lorsqu'*Hyparrhenia r.* est offert simultanément avec *Cynodon d.*, la moitié des femelles pondent après des délais très hétérogènes bien que la moyenne soit intermédiaire entre celles de chacun des deux régimes fournis isolément. La production des œufs diffère beaucoup d'un individu à l'autre. A la première ponte, elle est proche de la valeur enregistrée sur *Hyparrhenia r.* Les femelles qui ont mûri leur œufs dans la nature sont aussi les plus fécondes. Elles ont bénéficié de meilleures conditions de développement que leurs congénères capturés plus jeunes pendant leur période préreproductive, ce qui influe sur l'avenir de leurs activités génésiques. La fécondité totale par femelle est de 13 œufs contre 6 sur *Hyparrhenia r.* et 62 sur *Cynodon d.*

Il n'y a pas de relation directe entre les préférences alimentaires de chaque femelle et la production d'œufs, ce qui permet de penser que l'utilisation digestive de chaque composante du régime mixte dépend des aptitudes individuelles.

Tableau 40. Comparaison des préférences alimentaires du criquet migrateur en présence de *Cynodon d.* et d'*Hyparrhenia r.* et de la fécondité totale par femelle ayant pondu.

Femelles	Composition moyenne des fèces produits chaque jour			Fécondité
	<i>Cynodon d.</i>	<i>Cynodon d.</i> et <i>Hyparrhenia r.</i>	<i>Hyparrhenia r.</i>	
1	56 fèces	28 fèces	16 fèces	38 œufs
2	30	40	30	34
3	59	27	14	31
4	59	27	14	27
5	33	40	27	16
6	63	26	11	0
7	57	29	14	0
8	55	32	13	0
9	52	35	13	0
10	50	32	18	0
11	43	31	26	0

Les femelles ayant pondu n'ont pas de cycles entiers de régressions ovocytaires. Toutes les 1ères pontes sont issues du premier étage d'ovocytes. Entre 2 pontes successives, il n'y a pas d'échecs complets de la vitellogénèse. La période post reproductive est très courte. Les femelles stériles ont des ovaires relativement sains à leur mort malgré quelques cycles entiers de résorption ovocytaire. Celles qui ont vécu moins d'un mois ont le premier étage d'ovocytes résorbés tandis que le second achève sa vitellogénèse. Après ce délai, le nombre d'échecs de croissance ovocytaire augmente.

Le fonctionnement ovarien est donc compris entre celui observé sur *Cynodon d.* et celui sur *Hyparrhenia r.* Les femelles participant à la ponte accomplissent leur maturation ovocytaire après des délais plus longs et avec une hétérogénéité individuelle plus grande que celles nourries exclusivement de *Cynodon d.* Cependant, les ovaires demeurent sains en dépit de la présence de cycles entiers de résorptions ovocytaires. Les individus stériles ont des ovaires présentant des points communs avec ceux de la série *Hyparrhenia r.* ; mais, un métabolisme plus actif se traduit par l'existence d'un plus grand nombre de régressions totales des ovocytes. Si on ne considère que les fèces monospécifiques, les 3/4 de la nourriture choisie par le criquet migrateur sont formés par du *Cynodon d.* La fraction d'*Hyparrhenia r.* a donc un effet contrariant souvent celui de *Cynodon d.*

En conclusion, la consommation de deux graminées a des effets variables sur la reproduction des imagos selon les espèces associées et le moment où elles sont ingérées. D'une façon générale, on peut dire que des effets synergiques ou intermédiaires entre ceux des régimes simples correspondants sont observés dans le cas d'un changement de régime au 10ème jour de la vie imaginale comme dans le cas où l'imago dispose simultanément des deux plantes.

Lorsque le criquet migrateur consomme deux graminées l'une après l'autre, ses performances reproductives sont le plus souvent intermédiaires, plus proches cependant comme on pouvait s'y attendre, des possibilités offertes par la deuxième plante. Le passé alimentaire peut quand même avoir un effet durable, soit défavorable (*Heteropogon c.* puis *Enneapogon c.*), soit favorable (*Hyparrhenia r.* puis *Enneapogon c.*). Dans ce dernier cas, on observe une synergie d'action très nette. Elle est d'autant plus remarquable que la première graminée consommée entraîne la stérilité de presque toutes les femelles si elle forme la seule alimentation pendant toute la vie. Or, quand elle est consommée pendant les 10 premiers jours, elle renforce les effets bénéfiques d'*Enneapogon c.* Ce phénomène de synergie est moins net si la deuxième graminée est moins favorable au fonctionnement ovarien en régime simple.

Lorsque deux espèces végétales sont fournies ensemble, les effets sont soit intermédiaires entre ceux de chaque graminée, soit plus proches de ceux de la graminée la plus consommée, soit plus éloignés (*Cynodon d.* et *Hyparrhenia r.*), soit synergiques (*Eragrostis c.* et *Digitaria b.*, *Eragrostis c.* et *Aristida c.b.*, *Eragrostis c.* et *Heteropogon c.*), du moins lorsque les deux plantes sont en très bon état de turgescence.

En définitive, ces expériences montrent combien il est difficile de juger des effets de chaque graminée puisque lorsqu'elles sont associées, ne serait-ce que par deux, les conséquences sur la reproduction du *Locusta m.c.* sont variables selon les mélanges considérés. Ces essais alimentaires constituent une première étape vers l'étude de l'effet des régimes naturels souvent plus diversifiés.

C. ETUDE DES REGIMES NATURELS.

Il est très difficile d'étudier l'influence du régime alimentaire sur la reproduction dans les conditions naturelles pour deux raisons :

- le facteur alimentaire ne constitue qu'un des éléments du milieu susceptibles d'avoir une incidence sur l'imago. Il varie en liaison plus ou moins étroite avec les autres facteurs écologiques.
- la relation entre l'état ovarien des ailés et les composantes locales de l'environnement ne peut pas être établie avec certitude à cause des facultés de déplacements à grande distance des imagos.

L'étude de la production des œufs à chaque ponte est l'un des seuls critères adapté à ce type d'investigation car la durée de maturation ovocytaire est relativement courte en saison des pluies (3 à 4 jours), ce qui augmente les chances de mettre en évidence une relation entre la qualité nutritive de la végétation herbacée et les performances reproductives du *Locusta* dans la nature.

1. Evolution saisonnière de la production des œufs.

L'étude de la production des œufs est faite à partir de l'examen et de l'interprétation de l'état des ovaires des reproductrices sauvages (LAUNOIS, 1972). Des prélèvements ont lieu dans le fourré à *Acacia f.* (biotope complexe), deux fois par semaines pendant huit mois consécutifs en 1969-1970, puis vingt sept mois consécutifs de 1971 à 1973. Le second milieu prospecté est la savane à *Heteropogon c.* de Tra-nombranza (biotope simple), sur lequel des ailés ont été capturés et disséqués pendant vingt mois de suite de 1972 à 1973, à raison d'un prélèvement par semaine.

Au total, 3422 dénombrements de traces de ponte ont été effectués. Les moyennes mensuelles du nombre d'œufs par ponte sont calculées avec leur intervalle de

confiance au seuil de 95 %. Les variations de la production des œufs dans les deux milieux sont indiquées sur la figure 22 en fonction de la pluviométrie locale dont dépend l'état de la végétation herbacée et en conséquence, sa valeur nutritive pour le criquet migrateur.

a. Cas d'un biotope complexe.

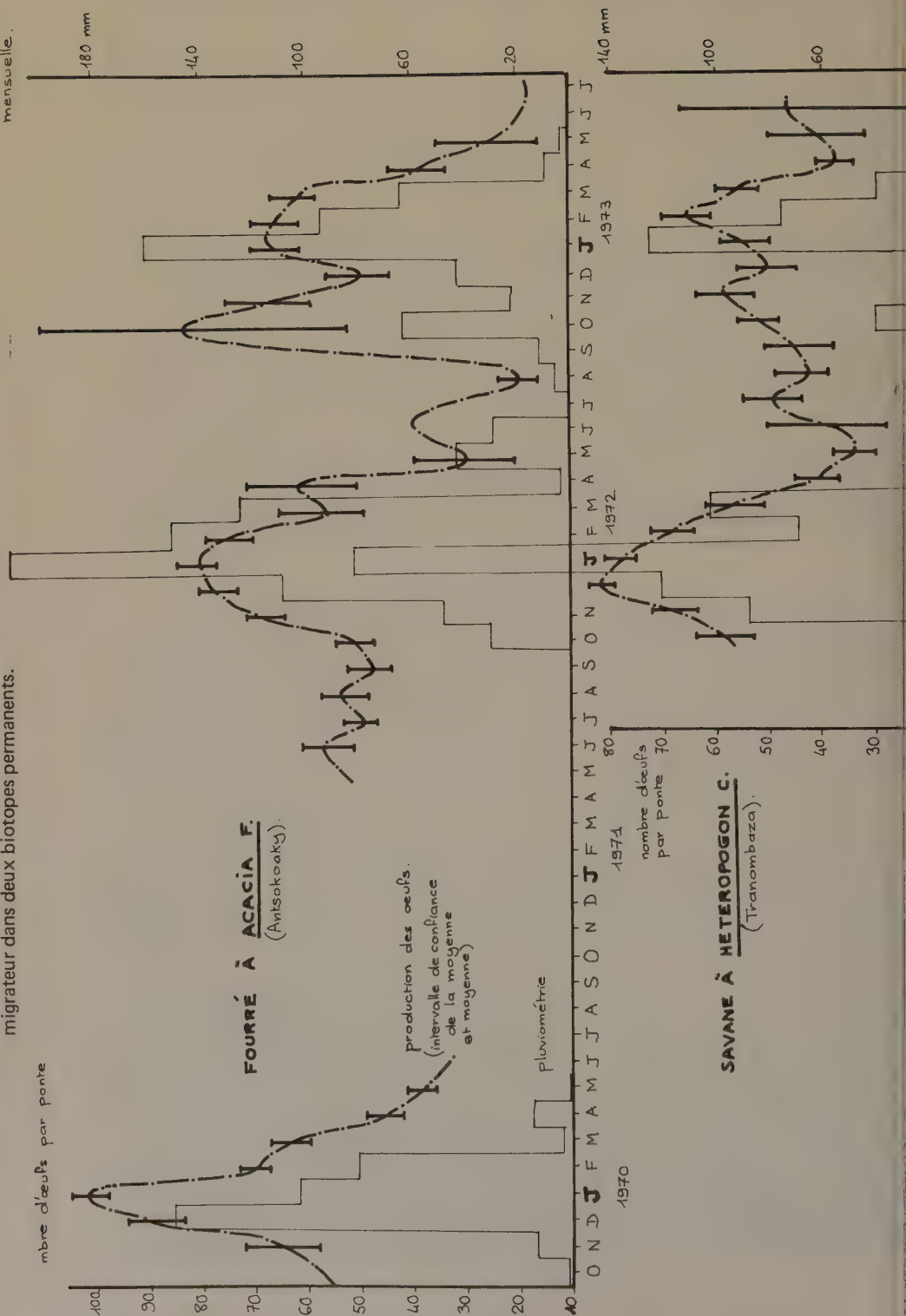
Dans le fourré clair à *Acacia f.*, on constate que la production des œufs par ponte passe par un maximum en saison des pluies (janvier-février) et un minimum en début de saison sèche (mai-juin). Son évolution est très dépendante du régime pluviométrique.

En fin de saison sèche 1969, toute la végétation, en état de vie ralentie, réagit rapidement aux premières pluies de décembre. Le nombre d'œufs de ce dernier mois augmente de 30 % par rapport au niveau de saison sèche (octobre). Au mois de janvier 1970, les pluies diminuent d'intensité mais 110 mm d'eau par mois suffisent pour permettre à la végétation d'évoluer vers l'état de floraison dans les meilleures conditions. Nous avons déjà vu que ce stade phénologique est favorable à l'activité génésique du criquet migrateur pour un grand nombre de graminées. La production des œufs dépasse alors 100 œufs par ponte. Dix pour cent des reproductrices ont un rendement génésique de 100 %, au moins à une ponte (LAUNOIS, 1972). Pendant le mois de février, le biotope s'assèche progressivement dans son ensemble, les graminées commencent à fructifier. Le nombre d'œufs par ponte diminue. Il ne cesse de décroître ensuite jusqu'au mois de juin. Pour l'ensemble de la période examinée, on peut être frappé par l'homogénéité des populations imaginale du point de vue de la production des œufs.

En 1971 - 1972, les pluies commencent un mois plus tôt que l'année précédente, et leur installation est plus progressive. En janvier, février et mars, le bilan mensuel des 100 mm d'eau est dépassé. Après un mois d'avril sec, de petites précipitations ont lieu tardivement en mai et juin. De même qu'en 1969 - 1970, la production des œufs suit à peu près l'évolution pluviométrique en début de saison humide. Cependant, l'activité génésique est plus faible en décembre et janvier qu'aux mêmes mois l'année précédente. Cette différence s'explique par l'importance quantitative des premières précipitations. En effet, dès octobre, des germinations et des repousses sont apparues, mais une pluviométrie mensuelle de 50 mm en novembre est insuffisante pour assurer une turgescence normale, surtout à ce stade phénologique particulièrement fragile. Seules les espèces les plus xérophiles résistent à un déficit hydrique. Les pluies massives de janvier n'ont pas les mêmes répercussions biologiques qu'en 1970 : le nombre d'œufs par ponte n'augmente que peu par rapport au mois précédent. Un grand nombre d'espèces végétales ont un cycle de développement irréversible et ne présentent donc plus les mêmes aptitudes de réponse aux pluies en début ou en fin de saison chaude. De plus, les graminées encore actives ont une valeur nutritive différente. Cette situation est la conséquence d'une évolution temporelle des pluies défavorable à l'ensemble du couvert graminéen. Avec les 200 mm d'eau en janvier, la limite hydrique pour une activité générale optimale du *Locusta* est largement dépassée (LAUNOIS, 1974 b). La plupart des imagos quittent ce biotope devenu trop humide. La fraction sédentaire de la population se réfugie sur les hauteurs où poussent des graminées méso-xérophiles moyennement favorables à son activité génésique. En février et en mars, le nombre d'œufs par ponte baisse à mesure que les pluies diminuent d'intensité. On enregistre cependant, une légère augmentation le mois suivant (avril) alors que le biotope se dessèche rapidement. Cette anomalie est attribuée au passage de populations allochtones, la plupart des femelles examinées ont effectué leur maturation ovocytaire ailleurs. Avec les pluies tardives de mai et juin, quelques repousses vertes apparaissent sur une

Figure 22. Evolution saisonnière de la production des oeufs par les femelles du criquet migrateur dans deux biotopes permanents.

pluviométrie
mensuelle.



végétation généralement en chaume. Malgré cette reprise partielle de la turgescence des graminées vivaces, le nombre d'œufs par ponte continue à baisser. Il est probable que la valeur alimentaire des repousses en fin de cycle végétatif n'est plus la même qu'en début de saison des pluies pour la reproduction du criquet migrateur. D'ailleurs, si l'insecte attaque surtout les repousses, il consomme aussi des chaumes. La température en baisse est aussi un facteur limitant la fonction de reproduction. De mars à mai 1972, la production des œufs devient très hétérogène d'un individu à l'autre. Ceci est dû au mélange des populations allochtones et autochtones. Aux mois de juin et juillet, l'intervalle de confiance de la moyenne n'a pas pu être calculé, le nombre d'individus examinés étant trop faible. Les valeurs indiquées sont fournies à titre indicatif.

Durant la saison 1972 - 1973, les pluies apparaissent à deux moments de la saison chaude : en octobre et en janvier. A chaque fois que la pluviométrie mensuelle augmente, l'activité ovarienne s'améliore sensiblement, mais elle est sans rapport avec l'importance quantitative des précipitations. En début de saison des pluies, une pluviométrie mensuelle de 60 mm permet un doublement de production d'œufs, car la végétation réagit aussitôt et avec vigueur à cet apport d'eau initial. Toutefois, nous soulignons l'importance des variations individuelles autour de la moyenne qui sont dues au fait que les pluies ne se sont pas réparties régulièrement pendant le mois considéré. En conséquence, on est en présence de deux populations imaginaires très différentes, l'une caractérisée par une production des œufs de type fin de saison sèche, l'autre de type début de saison des pluies. Les deux mois suivants (novembre et décembre), une sécheresse relative entraîne la destruction d'une grande partie des germinations. Seuls persistent des repousses et des jeunes plants des espèces les plus xérophiles. Le nombre moyen d'œufs par ponte passe de 68 œufs en novembre à 50 en décembre. Malgré l'instabilité des populations, les variations autour de la moyenne sont faibles. Les fortes précipitations de janvier améliorent l'état de turgescence de la végétation. Quelques graminées fleurissent, mais elles ne sont pas dans le même état physiologique qu'aux mois de janvier 1970 et janvier 1972. La production est de 66 œufs par ponte, au lieu de 92 et 80 durant les mêmes mois les années précédentes. En février et mars, les pluies diminuent progressivement, elles cessent pratiquement en avril. Parallèlement, l'activité génésique du criquet décroît aussi. L'amplitude des variations individuelles augmentent. Le niveau de la production des œufs en juin et juillet est 2 fois plus faible qu'en 1970 et 1972 à la même période de l'année.

En saison chaude et humide, la pluviométrie est le facteur abiotique le plus important pour la multiplication du criquet migrateur (LAUNOIS, 1974 b). Pour favoriser au maximum l'activité reproductive, les pluies doivent être quantitativement suffisantes (plus de 50 mm d'eau par mois), et être régulièrement réparties dans le temps (exemple : 1 pluie de 10 à 20 mm tous les 3 ou 4 jours) pour permettre à la végétation un développement optimal. La situation pluviométrique la plus favorable se réalise le plus fréquemment dans le Sud-Ouest pour les femelles de la 2ème reproduction de saison chaude (premières pluies en octobre et novembre). Cinquante millimètres d'eau par mois suffisent pour déclencher des germinations massives. Pour assurer la croissance des jeunes plantes dans les meilleures conditions, les pluies doivent se poursuivre pendant trois mois consécutifs avec une intensité moyenne de 100 mm par mois (maximum possible en janvier avec 150 mm, compte tenu des préférences hydriques du criquet migrateur). Généralement, la production des œufs par ponte augmente plus rapidement qu'elle ne décroît. Elle diffère souvent significativement (sur un plan statistique) d'un mois à l'autre. Sa valeur maximale est atteinte au moment de la pleine floraison des graminées. Elle diminue ensuite plus ou moins régulièrement lorsque la végétation évolue vers l'état de fructification puis l'état de chaume. A partir du mois de mars, la plupart des espèces graminéennes terminent leur cycle annuel. Dans le même temps, la température moyenne diminue progressivement. Si des pluies tardives ont lieu, elles améliorent momentanément la turgescence des

plantes. Certaines espèces végétales entreprennent un autre cycle de floraison, mais si elles sont consommées par le criquet, leurs incidences sur la reproduction est généralement faible. Par cette étude, nous retrouvons donc la notion d'optimum pluviométrique développée par LAUNOIS (1974 b) qui coïncide en fait avec un optimum de valeur nutritive du tapis végétal aux dépens duquel, le criquet migrateur se nourrit.

b. Cas d'un biotope simple.

En novembre et décembre 1971, la production des œufs par ponte sur la savane à *Heteropogon c.* augmente à mesure que les pluies deviennent plus importantes. Malgré une forte pluviosité, l'activité ovarienne diminue en janvier, ce qui s'oppose aux observations effectuées dans le cas d'un biotope complexe. Cette différence s'explique par la composition floristique du milieu. Les graminées dominantes (*Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.*) ont des cycles biologiques à déterminisme climatique. Le passage de l'état de feuillaison à celui de floraison puis de fructification s'accompagne d'une diminution de la valeur nutritive de la plante pour le criquet migrateur. La baisse du nombre d'œufs par ponte s'accroît régulièrement jusqu'au mois d'avril, en dépit des pluies de février et de mars 1972. Des précipitations en mai et juin, exceptionnelles pour la saison, entraînent la formation de repousses bien appréciées par l'insecte, ce qui provoque une légère augmentation de l'activité génésique des reproductrices. La production des œufs dans ce site reste plus élevée en saison sèche que dans le cas du biotope complexe. L'existence d'un très grand nombre d'espèces graminéennes pérennes à Tranombaza rend compte, au moins partiellement, de cette observation.

En début de saison des pluies 1972 - 1973, le nombre d'œufs augmente proportionnellement aux précipitations, mais il reste inférieur à celui observé dans le fourré à *Acacia f.* En revanche, le ralentissement des pluies en novembre et en décembre est mieux toléré dans le cas de la savane à *Heteropogon c.* Dès que les précipitations deviennent importantes en janvier, la production des œufs augmente à nouveau mais avec un certain retard dû à la diminution de la sensibilité du tapis végétal de ce biotope au facteur pluviométrique à ce moment de l'année. En février, l'activité génésique est supérieure à celle du mois d'octobre. Elle diminue ensuite jusqu'au mois d'avril, dans le même sens que l'évolution pluviométrique. L'hétérogénéité inter-individuelle augmente en saison sèche. Globalement, les fluctuations saisonnières de la valeur nutritive des graminées sont plus faibles sur la savane à *Heteropogon c.* que dans le fourré à *Acacia f.*

En conclusion, les performances ovariennes sont très dépendantes de l'état moyen de la végétation, lui-même tributaire des précipitations et de la période de l'année où celles-ci se produisent. Avec l'expérience du terrain, il est possible d'estimer le nombre d'œufs par ponte que produisent des femelles *Locusta* sédentarisées à 10 % près, en considérant seulement l'aspect de la végétation (stade phénologique, état de turgescence, espèces graminéennes présentes). A l'avenir, ce type d'investigations mérite d'être approfondi car il permettrait d'utiliser les photographies écologiques obtenues par satellite dans des régions naturelles floristiquement bien connues pour estimer le niveau moyen de production des œufs du criquet migrateur.

2. Influence de la composition floristique des biotopes sur la production des œufs.

Le principe de cette étude est de mettre en évidence des différences de production des œufs à chaque ponte entre deux populations acridiennes au moins, vivant à peu de distance l'une de l'autre et soumises à des conditions mésoclimatiques comparables. Ainsi, les variations de fécondité sont interprétables en fonction de la nature du tapis végétal, c'est-à-dire à la fois sur le plan alimentaire et sur le plan microclimatique. Deux exemples sont décrits, l'un à partir des observations effectuées sur la plaine côtière Mahafaly, l'autre sur le plateau de Bétioiky.

a. Plaine côtière Mahafaly.

En juillet 1971, quatre biotopes à *Locusta* sont prospectés sur la plaine côtière Mahafaly. A cette époque de l'année, les déplacements des ailés sont très restreints. Dans chaque site, des imagos sont capturés et des femelles disséquées. La figure 23 représente le nombre d'œufs à la 1ère, 2ème et 3ème pontes à Antanandranto, Ankilimivony, Beheloka et Soalara (carte en Annexe II).

Les plus fortes productions d'œufs sont observées à Antanandranto et à Ankilimivony. Ces deux stations sont distantes l'une de l'autre d'une cinquantaine de kilomètres, mais elles correspondent au même type de formation végétale. Il s'agit de friches à *Aerva j.* âgées de 2 à 3 ans, riches en *Panicum p.* en floraison. Elles forment un milieu mésohygrotrophe, le recouvrement global est de 40 à 70 %. Le nombre d'œufs produits augmente de la 1ère ponte à la ponte suivante, ce qui indique une amélioration des conditions de vie pour les femelles, amélioration comparable dans ces deux sites. A Soalara, les reproductrices sont moins fécondes. Elles sont capturées sur une pelouse rase à *Sporobolus v.* et à *Arthrocnemum sp.* en plaque, incluse au milieu d'une forêt basse, épaisse, riche en *Didiera*. La végétation graminéenne est plus pauvre en espèces et plus desséchée que dans les deux milieux précédents. Le recouvrement global est de l'ordre de 30 à 40 %. A Beheloka, le nombre d'œufs à la première ponte est intermédiaire entre ceux observés à Antanandranto et à Ankilimivony et celui à Soalara. L'augmentation de la fécondité à la deuxième ponte se rapproche de celles constatées sur les deux premiers biotopes étudiés. Les femelles occupent des pelouses sufrutescentes à *Panicum p.* et à *Setaria m.* Ces graminées sont encore turgescentes. Ce sont des formations xérophiles et psammophiles avec un recouvrement global variant de 15 à 20 %.

Dans ces 4 biotopes, les variations de la production des œufs à chaque ponte sont surtout en relation avec l'état de la strate herbacée et très probablement aussi avec la valeur nourissante des graminées consommées car les facteurs microclimatiques diffèrent peu lorsqu'il s'agit de pelouses ou de formations claires du type «friche».

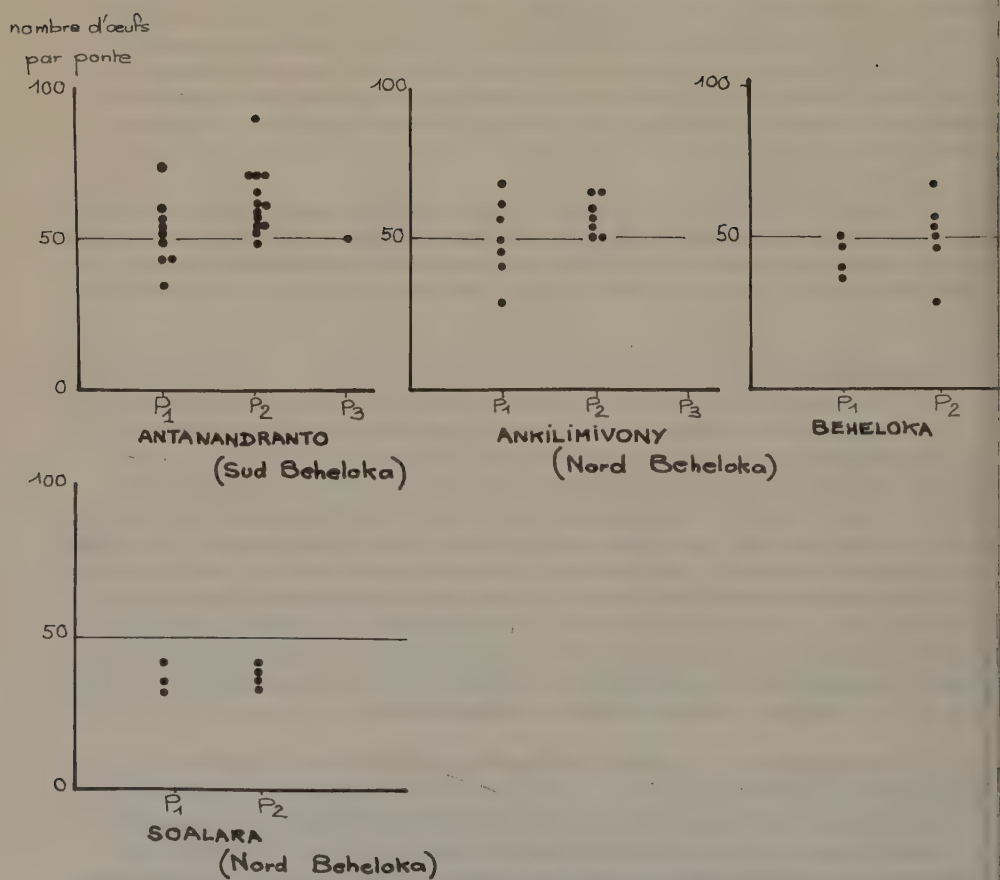
b. Plateau de Bétioiky.

La comparaison porte sur l'évolution de la production d'œufs des femelles (établie d'après l'état des ovaires) capturées sur deux biotopes très proches l'un de l'autre : le fourré à *Acacia f.* et la prairie à *Cynodon d.*, durant 13 mois consécutifs (juillet 1972 à juillet 1973). Nous représentons dans la figure 24 les variations moyennes mensuelles de la production des œufs par ponte en considérant toutes les pontes effectuées (anciennes ou récentes) (1) ou seulement les pontes les plus récentes, c'est-à-dire déposées dans le sol moins de 4 jours avant la capture des reproductrices. Cette dernière expression est utilisée pour augmenter les chances d'établir une relation entre la production des œufs et la valeur nutritive de la végétation car la probabilité pour que la maturation ovocytaire ait eu lieu sur place est plus élevée pour un court laps de temps que sur l'ensemble de la période reproductive des femelles.

L'augmentation de la production d'œufs par ponte coïncide avec l'évolution pluviométrique sur ces deux milieux à ceci près que les femelles sur la prairie à *Cynodon d.* présentent des fluctuations saisonnières moins accusées que celles vivant dans le fourré d'*Acacia f.*, et qu'en début et en fin de saison des pluies, la production d'œufs sur la prairie à *Cynodon d.* est supérieure. La différence est particulièrement nette en décembre où un déficit pluviométrique exceptionnel est plus durement

1) L'interprétation de l'état des ovaires permet de reconstituer le passé ovarien de chaque femelle.

Figure 23. Influence du biotope de la plaine côtière Mahafaly sur la production des oeufs des femelles à chaque ponte.



ressenti sur le fourré à *Acacia f.* Ceci s'explique par le fait que la prairie à *Cynodon d.* est alimentée en eau par une nappe phréatique perchée assurant une turgescence plus durable des graminées. Le fourré à *Acacia f.* contient par contre des espèces végétales potentiellement plus favorables pour le fonctionnement ovarien du criquet migrateur, ce qui rend compte du décalage des maxima d'activité génésique entre ces deux milieux. Nous avons examiné le comportement alimentaire des ailés sur ces deux biotopes dans le 2ème chapitre et constaté la différence de régimes.

Les conclusions sont les mêmes pour les dernières pontes qui révèlent l'importance considérable des premières pluies d'octobre. Nous remarquons que les fortes précipitations de janvier et février sont suivies de très peu d'effets pour la production des œufs sur la prairie de *Cynodon d.* En fin de saison des pluies, la valeur nutritive de ces deux milieux diminue toujours plus rapidement sur le fourré à *Acacia f.* que sur la prairie à *Cynodon d.*, ce qui est bien en accord avec la possibilité de maintien d'une certaine humidité édaphique plus prolongée dans un cas que dans l'autre.

Le régime alimentaire a donc une influence réelle sur la reproduction du criquet migrateur dans la nature. Le nombre d'exemples limité provient seulement de la difficulté de mettre en évidence ses effets à cause de l'instabilité «chronique» des populations imaginale.

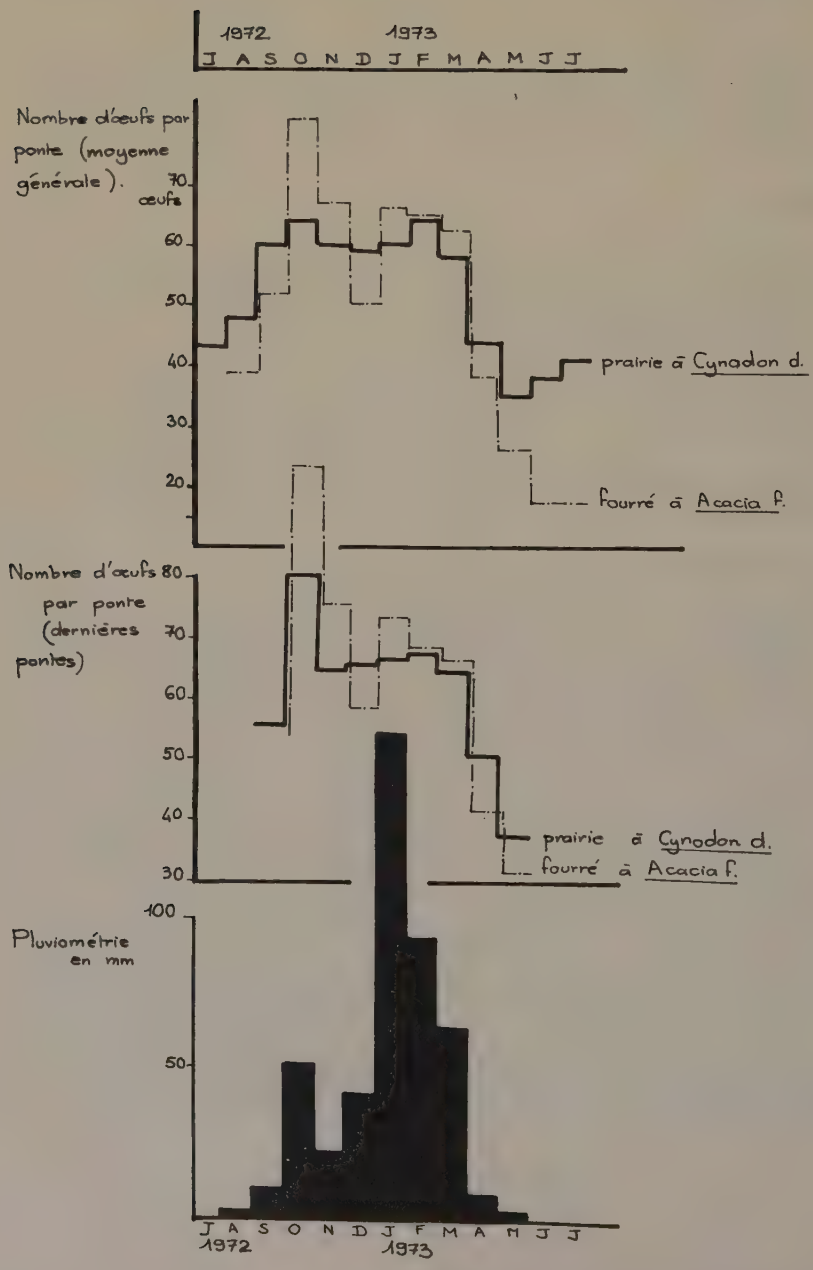
Conclusions

En procédant à un ensemble d'observations en insectarium, en cages sur le terrain, et dans la nature, nous avons pu étudier l'influence de l'alimentation sur la reproduction des ailés et dégager quatre points fondamentaux :

- la spécificité d'action de chaque graminée,
 - les effets synergiques ou intermédiaires des graminées entrant dans la composition des régimes mixtes,
 - la notion de valeur nutritive des espèces végétales par rapport au criquet migrateur,
 - les variations saisonnières des qualités nutritives du tapis graminéen aux dépens duquel se nourrit l'acridien.
- La spécificité d'action de chaque graminée.

La consommation exclusive d'une seule graminée pendant toute la vie imaginale affecte la reproduction selon des modalités particulières à chaque espèce végétale. Les critères considérés sont de deux types : les uns dépendent de la vitesse de maturation ovocytaire, les autres du rendement de l'activité ovarienne. Une graminée est dite favorable au criquet migrateur si elle permet à l'ensemble des femelles de produire dans de courts délais un grand nombre d'œufs. Inversement, une espèce défavorable peut empêcher à la limite toutes les femelles de pondre, soit par blocage des ovaires à l'état de prévitellogénèse, soit par non achèvement de la maturation des ovocytes. La longévité est peu affectée par les différents régimes, sauf si certains sont vraiment incompatibles avec la survie des imagos, mais les besoins alimentaires du *Locusta* pour assurer sa survie sont beaucoup moins complexes que ceux nécessaires à sa reproduction. Cette notion n'est pas nouvelle au laboratoire puisque de nombreux auteurs dont RUBTZOV (1934), TAUBER, DRAKE et DECKER (1944), PFADT (1949), KOZHANCHIKOV (1950), NORRIS (1950), PICKFORD (1958), LE BERRE (1958) PAPILLON-TCHELEBI (1962), PETAVY (1964) ont montré que sur divers acridiens, l'alimentation agit sur toute la physiologie de l'imago et en particulier sur sa reproduction. Dans la nature comme en élevage, le régime alimentaire des ailés a une influence considérable sur la production des œufs; en revanche, il affecte la viabilité des œufs dans de moindres proportions.

Figure 24. Evolution comparée de la production des oeufs du criquet migrateur sur deux biotopes floristiquement différents et soumis aux mêmes évènements météorologiques.



Les études réalisées ont permis de préciser le rôle de l'état phénologique des plantes. Les graminées à l'état de jeunes plantes ou en floraison sont généralement très favorables. Par contre, lorsqu'elles fructifient ou commencent à se dessécher, leurs effets sur l'activité génésique sont beaucoup moins bénéfiques. L'état de chaume ne permet pas à lui seul un fonctionnement ovarien normal. Enfin, l'effet d'une graminée appartenant à un même état phénologique change au cours des saisons à cause des modifications de l'environnement rendant l'insecte moins dépendant du facteur alimentaire, d'autres éléments du milieu devenant limitants (température et sécheresse en saison fraîche).

— Les effets synergiques ou intermédiaires des graminées entrant dans la composition des régimes complexes.

Les effets combinés de l'ingestion de deux graminées ont été étudiés selon deux perspectives :

- changement de régime au 10ème jour de la vie imaginale,
- maintien d'un régime mixte tout au long de la vie imaginale.

Les changements de régime ont peu d'effet particulier sinon que chaque période de vie pendant laquelle une seule graminée est consommée est caractéristique de cette graminée. Il y a peu de phénomènes supplémentaires lors du passage d'un régime à l'autre. Dans ces conditions, les ailés effectuant des déplacements à longue distance subissent l'influence des graminées locales de la même façon que ceux qui sont autochtones. Mais dans certaines combinaisons graminéennes (*Heteropogon c.* puis *Eragrostis c.* ou *Hyparrhenia r.* puis *Enneapogon c.*), on assiste à un effet de synergie très net. La production d'œufs en régime mixte est alors supérieure à celle des deux régimes simples correspondants. Cette possibilité explique les performances ovariennes exceptionnellement élevées de certaines populations émigrantes en début de saison des pluies. Nous n'avons pas d'exemple d'effet antagoniste.

Lorsque deux graminées sont consommées ensemble, le criquet migrateur manifeste très souvent une préférence pour l'une d'entre elles. Les répercussions sur la fonction de reproduction sont souvent intermédiaires entre les effets des régimes simples correspondants surtout dans le cas des graminées de steppe et de savane. Par contre, celles des friches et des jachères offrent en mélange des qualités supplémentaires pour l'imaginaire qui parvient à produire un nombre d'œufs plus élevé qu'en régime simple.

Dans la nature, les régimes alimentaires sont plus complexes. Il n'en demeure pas moins que chaque biotope influence différemment la physiologie de l'acridien, car son régime alimentaire est lui-même différent. Les régimes complexes sont assez régulièrement plus favorables pour l'insecte que les régimes simples.

— La notion de valeur nutritive des graminées.

Après avoir constaté que chaque plante a un effet particulier sur la fonction de reproduction du criquet migrateur, nous sommes amené à dire que les graminées ont chacune une valeur nutritive différente. Cependant, pour utiliser cette notion, il convient de définir les critères d'appréciation de la qualité nourissante des graminées. Les principaux niveaux d'action des espèces consommées sont les suivants :

- la graminée consommée permet aux imagos de vivre ou entraîne rapidement leur mort (germinations de maïs) soit parce que le criquet n'en mange pas du tout ou pas suffisamment, soit parce qu'elle est toxique.
- si la survie est possible, la plante agit au niveau de la reproduction dans le sens où une production des œufs est possible ou non. Lorsque les femelles ne pondent pas (*Hyparrhenia r.*), la vitellogénèse peut ne pas avoir commencée ou bien ne jamais aboutir.
- dans le cas où une production des œufs est assurée, celle-ci peut être forte (*Eragrostis c.*, *Cynodon d.*), moyenne (*Aristida c.b.*, *Heteropogon c.*) ou faible

(*Panicum p.*, *Cenchrus c.*). Les œufs sont très viables (*Eragrostis c.*) ou moins viables (*Cynodon d.*) selon le régime des parents.

— la graminée consommée influence aussi la vitesse de production des œufs. En général, plus le délai de maturation et l'intervalle des pontes sont courts et plus le nombre d'œufs produits est grand.

Ces quelques exemples montrent la complexité des phénomènes car en plus, la valeur d'une graminée dépend de son état phénologique, de son état physiologique, de l'organe consommé par l'insecte, du conditionnement de celui-ci...

En pratique, la caractérisation de la valeur d'une graminée à un état donné pour l'imago est possible, soit par rapport à d'autres plantes en additionnant les effets constatés sur chaque critère de reproduction comme nous l'avons fait, soit spécifiquement en utilisant des indices adaptés à l'étude envisagée. Ainsi, l'expression de la valeur nutritive d'une graminée pour la reproduction d'une femelle pourrait être établie par le rapport suivant :

$$\frac{\text{Indice de valeur nutritive d'une graminée pour un imago femelle}}{\text{Durée de vie préreproductrice et reproductrice}} = \frac{\text{Nombre total d'œufs produits par femelle}}{\text{Durée de vie préreproductrice et reproductrice}}$$

En ce qui concerne l'effet du régime parental sur les œufs, l'indice de valeur nutritive serait de la forme :

$$\frac{\text{Indice de valeur nutritive de la graminée consommée par les parents sur la descendance}}{\text{Durée d'incubation}} = \frac{\text{Nombre d'œufs produits par femelle} - \text{Nombre d'œufs non éclos}}{\text{Durée d'incubation}}$$

Le principe de ces indices consistent finalement à diviser des critères de rendement par des critères de vitesse car le criquet migrateur réagit aux conditions les plus favorables en se multipliant en grand nombre dans les délais les plus courts.

Il est certain que la valeur nutritive d'une espèce végétale dépend aussi des qualités des graminées qui sont ingérées en même temps ou après elle, mais cette notion reste utile pour apprécier la valeur potentielle globale d'un biotope, sous la réserve d'en connaître les conditions d'utilisation.

— Variations saisonnières des qualités nutritives du tapis graminéen aux dépens duquel se nourrit l'acridien.

Tous les essais alimentaires réalisés en saison chaude et humide, en saison fraîche et sèche et en saison transitionnelle chaude et sèche, nous ont conduit à donner un schéma type des variations saisonnières les plus importantes de la valeur nutritive des graminées. Ce schéma sera repris et développé dans un essai de synthèse.

En début de saison des pluies, la valeur nutritive des graminées augmente globalement. Elle atteint son niveau le plus élevé au milieu de la saison des pluies, avant de décroître en même temps que cessent les précipitations. Cette diminution est en partie attribuable à l'évolution phénologique des graminées. En début de saison sèche, la valeur nutritive du couvert végétal est la plus basse de l'année. Elle s'améliore ensuite progressivement, surtout lorsque la température augmente à nouveau peu avant les premières pluies.

L'allure générale de l'évolution temporelle des qualités nutritives du tapis graminéen n'est pas symétrique par rapport à l'acmé de la saison des pluies. Les variations sont plus rapides en début de saison des pluies qu'en début de saison sèche.

II. INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR LE DEVELOPPEMENT DES LARVES.

L'étude de l'influence du régime alimentaire sur le développement larvaire est effectuée selon un plan similaire à celui adopté pour les imagos. Les graminées sont souvent les mêmes, mais les combinaisons sont composées en fonction du caractère sédentaire de ce stade biologique. Comme précédemment, des observations ont lieu en insectarium, en cages sur le terrain, et dans la nature, pour étudier l'effet des régimes simples et complexes.

En insectarium, il est important de rappeler que les expériences sont effectuées avec un soin particulier et que le dispositif d'élevage permet d'éviter toute mortalité accidentelle étant donné que les larves ne sont jamais manipulées. En outre, il n'y a pas de mortalité par prédation (fourmis) comme en cages sur le terrain. Les causes de mortalité climatique sont les mêmes pour tous les essais entrepris simultanément. Aussi, les différences observées entre les séries expérimentales devant être comparées entre elles sont-elles dues uniquement à l'influence du facteur alimentaire.

Par ailleurs, le but que nous nous sommes assignés est de dégager les caractéristiques fondamentales des effets du régime alimentaire sur les larves dans des conditions aussi variées que possible. Il nous a donc fallu faire un choix : ou bien nous expérimentons sur un grand nombre de larves et un petit nombre de graminées, ou bien nous choisissons l'option inverse. Dans le premier cas, la nécessité de travailler sur des élevages peu groupés requiert l'utilisation de nombreuses cages et en contrepartie, comme la place disponible est limitée, la réduction du nombre des essais. Evidemment, nous aurions eu ainsi une plus grande sécurité des résultats. Cependant, il est clair que les données quantitatives ainsi obtenues ne seraient pas plus généralisables pour autant, puisque les essais se déroulent à chaque fois dans des conditions d'environnement particulières (température, humidité, photopériode...) non reproductibles. Cet argument nous a décidé à choisir la deuxième possibilité qui consiste à examiner les effets du plus grand nombre de combinaisons graminéennes possibles afin de dégager les caractères généraux de l'influence de l'alimentation sur le développement larvaire.

En régime simple, nous examinons successivement l'influence de l'espèce graminéenne, de son état phénologique et de son état physiologique sur le développement des larves. Le grand nombre d'expériences entreprises dans des conditions de milieu très variées (facteurs abiotiques) devrait nous permettre de dégager les caractéristiques générales des variations saisonnières de l'effet des graminées sur les larves *Locusta m.c.*

En régime mixte, deux situations sont examinées successivement : d'abord le changement d'alimentation au cours de la vie larvaire, ensuite les effets de la consommation simultanée de deux graminées durant toute la vie. Le premier cas reproduit les conséquences d'une évolution phénologique de la végétation au cours du développement larvaire, ou celles dues au déplacement des larves âgées les amenant à vivre dans des biotopes floristiquement différents. Le second cas permet de comprendre les effets de l'ingestion simultanée de deux graminées (bien qu'en proportion variable) sur le développement et la survie des larves.

Cette étude expérimentale est complétée par des observations sur le développement larvaire dans la nature, en relation avec la structure des formations graminéennes. Les situations écologiques rencontrées sont beaucoup moins diversifiées que dans le cas des ailés, ce qui rend la mise en évidence des effets du facteur alimentaire plus difficile.

A. ETUDE DES REGIMES SIMPLES.

1. Influence de l'espèce graminéenne.

Les essais alimentaires destinés à montrer les effets particuliers de chaque graminée sont réalisés en saison chaude et humide, en insectarium et en cages sur le

terrain. Toutes les espèces végétales utilisées sont à l'état de floraison. Elles sont très turgescentes.

a. Etude en insectarium.

Onze graminées sont étudiées. Neuf d'entre elles sont des espèces communes dans trois régions naturelles importantes pour le criquet migrateur :

- le plateau de Betioky : *Aristida c.b.*
Cynodon d.
Digitaria b.
Eragrostis c.
Heteropogon c.
- le plateau Mahafaly : *Heteropogon c.*
Hyparrhenia r.
Panicum p.
- les plaines côtières Mahafaly et Karimbolo : *Cenchrus c.*
Enneapogon c.
Eragrostis c.
Panicum p.

Les 3 autres sont peu consommées par le criquet migrateur. Nous les avons retenues pour établir leurs effets sur le développement larvaire lorsque l'acridien ne dispose pas d'autres possibilités. Il s'agit de :

- Brachiaria d.*
- Chloris v.*
- Rhynchelytrum r.*

Le tableau 41 indique pour chaque espèce, la survie partielle et totale, les durées de développement des larves à chaque stade et le poids des ailés venant d'accomplir la mue imaginale. L'effectif de départ pour chaque essai est de 10 larves nouveau-nées.

Tableau 41. Influence de l'espèce graminéenne sur la survie, la vitesse de développement des larves et le poids à la mue imaginale, en insectarium en saison chaude et humide.

RA	E		M					NIO		DS					DT	NIM	NIF	PIM	PIF
	L1	L2	L3	L4	L5			L1	L2	L3	L4	L5							
Ari c.b.	10	0	2	7	0	0	1	6	7	7	6	10	36	1	0	530			
Era c.	10	0	0	1	0	2	7	6	6	5	8	11	36	3	4	650	1040		
Ennea c.	10	1	1	0	1	1	6	6	7	6	8	11	38	3	3	662	956		
Chlo v.	10	0	0	0	1	1	8	6	6	8	10	12	42	2	6	589	844		
Hetero c.	10	9	0	0	0	0	1	13	7	5	10	7	42	1	0	600			
Cen c.	10	0	0	1	4	1	4	7	6	9	10	18	50	3	1	432	604		
Cyno d.	10	0	2	5	1	0	2	6	8	21	7	8	50	0	2		876		
Digi b.	10	5	3	0	0	1	1	8	8	11	14	16	57	1	0	363			
Hypa r.	10	1	8	0	0	0	1	8	10	19	13	17	77	0	1		700		
Pani p.	10	0	10				0	6	10+					0	0				
Brachia d.	10	9	1				0	11	14+					0	0				
Rhyn r.	10	7	3				0	15	14+					0	0				

Ari c.b. : *Aristida c.b.* RA : Régime alimentaire
 Era c. : *Eragrostis c.* E : Effectif de départ (nombre de larves nouveau-nées)
 Ennea c. : *Enneapogon c.*

Chlo v.	: Chloris v.	M	: Mortalité (nombre d'individus morts à chaque stade)
Hetero c.	: Heteropogon c.	L1	: Premier stade larvaire
Cen c.	: Cenchrus c.	L2	: Deuxième stade larvaire
Cyno d.	: Cynodon d.	L3	: Troisième stade larvaire
Digi b.	: Digitaria b.	L4	: Quatrième stade larvaire
Hypa r.	: Hyparrhenia r.	L5	: Cinquième stade larvaire
Pani p.	: Panicum p.	NIO	: Nombre d'imagos obtenus
Brachia	: Brachiaria d.	DS	: Durée de chaque stade en jours
Rhyn r.	: Rhynchelytrum r.	DT	: Durée totale de développement larvaire en jours
		NIM	: Nombre d'imagos mâles
		NIF	: Nombre d'imagos femelles
		PIM	: Poids des imagos mâles à l'émergence en mg.
		PIF	: Poids des imagos femelles à l'émergence en mg.

Les chiffres en gras indiquent le cas où une mue surnuméraire apparaît au 3ème stade.

Neuf graminées sur 10 permettent à une fraction de larves d'atteindre l'état imaginal. La mortalité varie en fonction du régime alimentaire, à la fois par le moment où elle apparaît et par le nombre d'individus condamnés. Elle est :

- importante et précoce (1er et 2ème stades) sur les régimes les plus défavorables comme *Panicum p.*, *Brachiaria d.*, *Rhynchelytrum r.*, *Hyparrhenia r.*, *Heteropogon c.* et *Digitaria b.*, (1)
- moins importantes et tardives sur des régimes alimentaires de meilleure qualité comme *Aristida c.b.*, *Cynodon d.* et *Cenchrus c.*,
- faible et répartie sur différents stades dans les régimes les plus favorables au développement des larves comme *Enneapogon c.*, *Eragrostis c.* et *Chloris v.*

Le cas de *Chloris v.* mérite d'être souligné : cette graminée est délaissée dans la nature par le criquet migrateur, mais elle permet un développement larvaire complet pour la plupart des individus.

Lorsque le développement complet est possible, sa durée varie du simple au double selon les régimes alimentaires. Généralement, les graminées qui permettent les meilleures survies sont aussi celles où la vitesse de croissance larvaire est la plus rapide (*Eragrostis c.*, *Enneapogon c.* et *Chloris v.*), mais il y a deux exceptions : *Aristida c. b.* et *Heteropogon c.*

Le développement larvaire se fait dans la majorité des cas en 5 stades. Cependant, une mue surnuméraire est observée au 3ème stade chez les larves nourries de *Cynodon d.* en même temps qu'une forte mortalité. Le régime alimentaire agit donc aussi sur le type de développement des larves.

Le poids des aîlés varie en fonction du régime expérimenté. Le poids le plus élevé pour les femelles obtenues est observé dans la série *Eragrostis c.*, le plus faible dans celle de *Hyparrhenia r.* Le poids le plus élevé pour les mâles obtenus est observé chez les insectes nourris d'*Enneapogon c.* ou d'*Eragrostis c.*, le plus faible chez ceux élevés sur *Digitaria b.*

1) Les individus survivants se développent mieux que l'importance de la mortalité au 1er stade ne le laissait présager, ce qui semble indiquer qu'il se produit une sélection alimentaire. Seules les larves aptes à tirer partie du régime alimentaire imposé réussissent à se développer jusqu'à l'état aîlé.

Ces premiers essais démontrent que le régime alimentaire a un effet considérable sur les larves puisqu'il agit à la fois sur la survie, la vitesse de développement, l'apparition d'une mue surnuméraire et le poids des imagos à l'émergence, même si toutes les graminées consommées sont au maximum de leur turgescence.

b. Etude en cages sur le terrain.

Deux séries expérimentales sont effectuées :

— la première concerne l'influence de la consommation d'*Eragrostis c.*, d'*Heteropogon c.* et de *Cenchrus c.*, en végétation sur le terrain. Chaque graminée est expérimentée dans 2 cages contenant chacune 20 larves nouveau-nées. Les critères retenus sont la durée moyenne de chaque stade, le nombre d'ailés obtenus à la fin du développement larvaire et le poids juste après la mue imaginale.

— la seconde est consacrée à *Eragrostis c.* et à *Heteropogon c.* en fin de saison des pluies. Les larves sont les descendantes des ailés élevés en cages sur le terrain comme nous l'avons déjà décrit à propos des imagos. A la différence de la série précédente, chaque graminée est testée dans 5 cages contenant chacune 20 larves nouveau-nées. La mortalité n'est pas connue car les oothèques déposées par les parents ont été laissées en place. Etant donné que les éclosions ont été échelonnées dans le temps, nous avons noté seulement la date d'apparition de chaque stade pour les 3 ou 4 cohortes larvaires qui se sont succédées avant d'en faire la moyenne. Ce procédé nous a donc permis de connaître les temps de développement les plus rapides. Le temps moyen de développement est sensiblement plus long.

La première expérience a lieu en début de saison des pluies. Les graminées sont vertes et bien turgescentes pendant toute la durée des essais. Les résultats sont exprimés dans le tableau 42.

Tableau 42. Influence de l'espèce graminéenne sur le développement larvaire en cages sur le terrain et en début de saison des pluies.

RA	E	NIO	DS					DT	NIM	NIF	PIM	PIF
			L1	L2	L3	L4	L5					
Cenchrus c.	20	2	3	4	5	7	7	26	2		602	
	20	0	4	4	7	5	8 +					
Eragrostis c.	20	3	4	7	6	6	7	30		3		1078
	20	1	5	4	7	6	9	31		1		1029
Heteropogon c.	20	1	4	3	9	14	14	44		1		770
	20	1	4	7	6	13	28	58		1		665

Les abréviations employées sont les mêmes que celles du tableau 41.

Dans les trois régimes, la mortalité est très importante. Les différences de survie en fonction de l'espèce graminéenne sont donc masquées dans les cages de terrain par l'effet d'autres facteurs de mortalité, en particulier le prédatisme important des fourmis sur les jeunes larves ou les individus en train de muer.

La durée de développement diffère selon les régimes. *Cenchrus c.* et *Eragrostis c.* permettent des développements plus rapides qu'*Heteropogon c.* Ce résultat est en accord avec les observations effectuées en insectarium. Cependant, les vitesses de développement sont plus rapides en cages sur le terrain. Il faut également signaler que les 3 premiers stades se déroulent à peu près dans les mêmes temps sur les trois graminées. Ce n'est qu'ensuite qu'un ralentissement est noté sur *Heteropogon c.* Aucune mue

supplémentaire au 3ème stade n'est remarquée. Signalons enfin qu'*Eragrostis c.* permet d'obtenir les ailés les plus lourds dans les temps les plus courts.

La seconde expérience a lieu un mois plus tard, en fin de saison des pluies. Le tableau 43 indique la durée minimale du développement larvaire.

Tableau 43. Influence d'*Eragrostis c.* et d'*Heteropogon c.* sur la vitesse de développement larvaire en cages sur le terrain et en fin de saison des pluies.

RA	Cages	DS					DT
		L1	L2	L3	L4	L5	
Eragrostis c.	1	3	4	11	11	8	37
	2	3	4	12	8	13	40
	3	5	5	10	9	12	41
	4	5	7	11	8	13	44
	5	5	7	10	10	13	45
							m = 41,4 jours
Heteropogon c.	1	3	5	12	12	13	45
	2	4	7	20	10	16	57
	3	5	6	19	18	17	65
	4	6	7	12	15+		
	5	5	9	28+			
							m = 55,6 jours

Les abréviations employées sont les mêmes que celles du tableau 41.

Le développement des larves sur *Eragrostis c.* est plus rapide que sur *Heteropogon c.* (14 jours de différence), toutes autres conditions étant égales. Sur cette graminée, nous remarquons deux faits nouveaux :

- *Heteropogon c.* ne permet plus dans tous les cas un développement larvaire complet,
 - un stade surnuméraire apparaît au milieu de la vie larvaire assez souvent.
- Eragrostis c.* perd aussi de sa valeur nutritive. Le développement reste à 5 stades, mais la durée du 3ème stade s'allonge sensiblement par rapport à celle du début de la saison des pluies. Or, nous avons dit que le critère mesuré correspond au développement le plus rapide. Par conséquent, les différences sont donc encore plus grandes entre ces deux essais si l'on compare les moyennes.

Eragrostis c. reste toujours plus favorable au développement larvaire qu'*Heteropogon c.* Les effets de ces deux graminées sur les larves *Locusta* changent du début à la fin de la saison des pluies. Cette constatation justifie l'étude de l'influence de l'état phénologique des graminées sur le développement des larves.

2. Influence de l'état phénologique des graminées.

Cette étude est réalisée pendant trois saisons différentes : saison chaude et humide, saison sèche et fraîche, saison chaude et sèche, en insectarium, en cages sur le terrain, ou les deux à la fois. Les états phénologiques expérimentés sont les suivants : repousses (jeunes feuilles), floraison, fructification, vieilles feuilles et chaumes.

a. Saison chaude et humide.

Les expériences en insectarium se déroulent en février et mars 1973. Pendant ces deux mois, la température ambiante et l'humidité relative de l'air sont optimales pour le développement du criquet migrateur. Les résultats obtenus en fonction de l'état phénologique des graminées consommées sont indiqués dans le tableau 45.

Tableau 45. Influence de l'état phénologique des graminées sur le développement larvaire en insectarium et en saison chaude et humide.

RA	Etat	E					NIO					DT	NIM	NIF	PIM	PIF		
		L1	L2	L3	L4	L5	L1	L2	L3	L4	L5							
Eragrostis c.	floraison	10	0	0	1	0	2	7	6	6	5	8	11	36	3	4	650	1040
	fin floraison	10	0	0	0	2	8	0	11	8	12	17+24						
	chaume	10	8	2				0	11									
Heteropogon c.	repousses	10	0	0	10			0	11	8+13								
	début floraison	10	9	0	0	0	0	1	13	7	5	10	7	42	1		600	
	fin floraison	10	1	8	0	0	1	0	8	13	12	15	38	86	1		Mort en muant	
	fructification	10	9	0	0	0	1	0	9	9	15	15+39						
	chaume	10	10					0	+9									
Cynodon d.	feuillaison	10	6	3	1			0	21	28 +4								
	feuillaison	10	0	1	8	1		0	10	12	19 +6							
	floraison	10	2	5	1	0	0	2	6	8	21	7	8	50		2	876	
Digitaria b.	floraison	10	5	3	0	0	1	1	8	8	11	14	16	57	1		363	700
	fructification	10	10					0	+16									
Hyparrhenia r.	floraison	10	1	8	0	0	0	1	8	10	19	13	27	77		1		
	fin floraison	10	10	0	0	0	0	0	+12									
	fructification	10	10					0	+16									
	chaume	10	10					0	+5									
Panicum p.	floraison	10	0	10				0	6+10									
	fin floraison	10	10					0	+9									
	chaume	10	10					0	+12									

Les abréviations employées sont les mêmes que celles du tableau 41.

Les graminées expérimentées ont des effets très différents sur les larves selon l'état phénologique auquel elles sont consommées. Ces différences s'ajoutent à celles remarquées entre les espèces.

Lorsque la graminée est en floraison, la mortalité la plus faible est observée sur *Eragrostis c.* Des développements complets sont aussi obtenus sur *Heteropogon c.*, *Cynodon d.*, *Digitaria b.* et *Hyparrhenia r.* Sur *Panicum p.*, les larves meurent aux deux premiers stades.

Dès que la plante fructifie, aucune larve n'atteint la mue imaginale. Mais, à la différence des graminées en chaume, la mortalité n'intervient pas dès le 1er stade. Elle est décalée vers les stades plus âgés.

D'après les essais effectués sur les graminées en état de repousse et de feuillaison, le développement larvaire est moins facile que sur les graminées en floraison, excepté pour *Heteropogon c.* Pour cette espèce végétale, seul l'état de repousse permet à la majorité des larves d'atteindre le 3ème stade. En floraison, en fructification et en chaume, *Heteropogon c.* provoque la mort des individus dès le 1er stade.

La durée de chaque stade larvaire varie également beaucoup en fonction de l'état phénologique de la plante utilisée. Dans le cas d'un développement complet,

la durée de la vie larvaire double selon qu'il s'agit de jeunes feuilles ou de feuilles plus âgées prises sur des touffes d'*Heteropogon c.* La différence essentielle se situe au niveau du dernier stade larvaire, ce qui nous rappelle les essais en cages sur le terrain. Dans le cas d'un développement incomplet, les variations sont aussi très importantes. Le 1er stade varie de 6 à 21 jours si la larve est nourrie de *Cynodon d.* en feuillaison ou en floraison.

Le poids des jeunes imagos ne donne pas d'informations supplémentaires car nous n'avons obtenu que peu de développement complets sur chaque graminée.

En comparant des effets de chaque état phénologique utilisé pour les 6 graminées sur la survie des larves d'une part, et sur la vitesse de développement d'autre part, nous pouvons obtenir un indice de la valeur nutritive des états de feuillaison, de floraison, de fructification et de chaume pour le *Locusta*.

Critères	RA	Era	Hetero	Cyn	Digi	Hypa	Pani	Bilan-indice
SURVIE								
feuillaison	1	1	2	.	.	.	.	1,3
floraison	1	2	1	1	1	1	1	1,2
fructification	2	3	.	2	2	2	2	2,2
chaume	3	4	.	.	3	2	3,0	
VITESSE DE DEVELOPPEMENT								
feuillaison	1	1	2	.	.	.	.	1,3
floraison	1	2	1	1	1	1	1	1,2
fructification	2	3	.	2	2	2	2	2,2
chaume	3	4	.	.	3	3	3,2	

Il apparaît que l'état de feuillaison et celui de floraison sont les plus bénéfiques pour les larves quelles que soient les graminées. La valeur alimentaire des plantes en fructification est généralement plus faible, celle des chaumes est presque toujours nulle.

En complément des élevages en insectarium, nous avons repris l'étude de l'influence de l'état phénologique sur le développement larvaire en cages sur le terrain. La graminée utilisée est celle qui s'est révélée jusqu'ici la plus favorable : *Eragrostis c.* Elle est présentée à l'état de feuillaison (jeunes feuilles), de floraison, de vieilles feuilles et de chaume. Les résultats sont indiqués dans le tableau 44.

Talbeau 44. Influence de l'état phénologique d'*Eragrostis c.* sur le développement larvaire du criquet migrateur en cages sur le terrain et en saison chaude et humide.

RA	E	NIO	DS			DT	NIM	NIF	PIM	PIF
			L1	L2	L3	L4	L5			
Eragrostis c.										
floraison	20	3	4	7	6	6	7	30	3	634 1078
jeunes feuilles	20	7	6	4	6	4	10	30	3	4 1278
vieilles feuilles	20	1	8	5	3	11	28	55	1	525
vieilles feuilles	20	0	7	5	4	7	14	+		
vieilles feuilles	20	0	8	5	6	4	15	+		
vieilles feuilles	20	0	6	4	5	7	15	+		
vieilles feuilles	20	0	6	5	6	13	11	+		
90 % chaume	20	0	4	5	8	17	27	+		

Les abréviations employées sont les mêmes que celles utilisées dans le tableau 41.

La meilleure survie est obtenue lorsque les larves consomment de jeunes feuilles d'*Eragrostis c.*, elle diminue sur la plante en floraison, et devient presque nulle pour le mélange vieilles feuilles et chaumes.

La durée totale de développement diffère de 25 jours selon l'état phénologique de la plante testée. Le poids des femelles à l'émergence se trouve réduit de moitié. La durée du 5ème stade paraît la plus affectée. Nous avons déjà remarqué que les larves à ce stade ont un comportement légèrement différent de celui des autres au moment de l'étude expérimentale des caractères de l'alimentation (choix entre les chaumes et les feuilles vertes). Le développement s'effectue toujours en 5 stades. Dans le cas d'*Eragrostis c.* à 90 % de chaumes, la partie verte est formée de quelques repousses qui sont aussitôt consommées par les larves. Ces repousses ne sont pas en nombre suffisant pour assurer toute l'alimentation. Il est probable que l'utilisation digestive du chaume est meilleure s'il y a un peu de matière verte, comme cela semble le cas pour les ailés.

Les observations réalisées en cages sur le terrain confirment l'importance de l'état phénologique des graminées expérimentées en insectarium.

b. Saison fraîche et sèche.

En saison fraîche et sèche, les graminées sont le plus souvent en fructification et en chaume dans la nature. D'avril à juillet 1973, 9 espèces végétales sont expérimentées à ces états phénologiques en insectarium. Pour deux d'entre elles (*Heteropogon c.* et *Panicum m.*), nous utilisons en plus des repousses et des jeunes feuilles bien turgescentes pour essayer de dissocier la qualité nutritive de la plante de l'action du facteur thermique limitant à cette période de l'année. Les résultats sont indiqués dans le tableau 46.

Tableau 46. Influence de l'état phénologique des graminées sur le développement larvaire en insectarium en saison fraîche et sèche.

RA		E NIO											DT	
				L1	L2	L3	L4	L5	L1	L2	L3	L4	L5	
<i>Hetero c.</i>	repousses	10	0	7	1	0	0	2	21	24	42	30+36		
	feuilles vertes	10	0	8	1	1			22	48+11				
	fructification 1/2 sec	10	0	0	0	10			16	13+27				
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+12					
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+ 9					
	100 % chaume	10	0	10					+15					
<i>Pani m.</i>	jeunes feuilles	10	2	1	0	2	0	5	24	22	43	30	25	144
	vieilles feuilles	10	0	0	9	1			14	17+12				
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+21					
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+13					
<i>Cen e.</i>	fructification 1/2 sec	10	0	2	4	4			10	18+13				
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+ 7					
<i>Era t.</i>	fructification 1/2 sec	10	0	6	3	1			15	20+10				
	fructification 1/2 sec	10	0	8	2				14+22					
	fructification 1/2 sec	10	0	8	2				17+ 5					
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+21					
<i>Digi b.</i>	fructification 1/2 sec	10	0	10					+21					
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+ 9					
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+11					
<i>Ari c.b.</i>	fructification 1/2 sec	10	0	10					+ 4					
<i>Pani p.</i>	fructification 1/2 sec	10	0	10					+12					
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+ 9					
	fructification 1/2 sec	10	0	10					+ 7					
<i>Hypa r.</i>	fructification 1/2 sec	10	0	10					+ 5					

Hetero c.	: Heteropogon c.
Pani m.	: Panicum m.
Cen e.	: Cenchrus e.
Era t.	: Eragrostis t.
Digi b.	: Digitaria b.
Era c.	: Eragrostis c.
Ari c. b.	: Aristida c. b.
Pani p.	: Panicum p.
Hypa r.	: Hyparrhenia r.

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 41.

En saison fraîche et sèche, la mortalité est régulièrement plus importante qu'en saison des pluies. Seules 2 larves sur 10 nourries de *Panicum m.* en feuilles vertes parviennent à donner des aîlés. Sur les autres graminées, la mortalité est souvent très précoce. Le 1er stade est particulièrement vulnérable au facteur alimentaire puisque dans les conditions de l'essai, la mortalité par prédatisation ou par accident est exclue et que la survie est notablement améliorée si le régime est convenable.

Les durées de développement sont beaucoup plus longues qu'en saison des pluies. Le développement complet peut atteindre presque 5 mois en saison sèche (144 jours sur *Panicum m.*). La durée de chaque stade est fortement allongée mais finalement, elle dépend peu de l'état phénologique à cette saison car la température est le principal facteur limitant. Tous les développements complets se font en 6 stades. Nous pouvons dégager deux conclusions importantes :

- aucune des graminées utilisées en état de fructification et en voie de dessèchement n'assure la survie des larves au-delà du 3ème stade,
- la mortalité est fonction de la qualité nutritive de la graminée à l'état de fructification, car lorsqu'elle est fournie à l'état de feuilles vertes, bien turgescentes, la survie s'améliore. Par contre, les durées de développement varient peu en fonction du régime alimentaire à cette période de l'année. La lenteur du développement semble être la conséquence de la diminution de la température ambiante.

c. Saison chaude et sèche.

En cages sur le terrain, deux espèces graminéennes *Heteropogon c.* et *Aristida c.b.* sont maintenues bien turgescentes (par arrosage) pendant la saison transitionnelle chaude et sèche précédant la saison des pluies. Dans d'autres cages, les plantes sont à l'état desséché. Nous comparons l'effet de la consommation de feuilles vertes ou de feuilles sèches à une période de l'année où la végétation est généralement sèche. Cette expérience a pour but d'établir si la qualité du tapis végétal est le principal facteur limitant le développement des larves lorsque la température s'élève à nouveau, après la saison sèche et fraîche (tableau 47).

Tableau 47. Influence de l'état phénologique des graminées sur le développement larvaire en cages sur le terrain et en saison chaude et sèche.

RA	E NIO		DS					DT	NIM	NIF	PIM	PIF
			L1	L2	L3	L4	L5					
Heteropogon c.	feuilles vertes	20 1	7	7	8	15	13	50	1		400	
	feuilles vertes	20 0	7	13	8	9	44+					
	feuilles vertes	20 1	7	7	14	14	20	62	1		422	
	feuilles sèches	20 0	6	11	+8							
Aristida c.b.	feuilles vertes	20 0	7	4	6	18	+8					
	feuilles sèches	20 0	9	10+								

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 41.

La mortalité est très élevée sur *Heteropogon c.* et sur *Aristida c.b.* Sur 60 larves nourries de feuilles vertes d'*Heteropogon c.*, 2 seulement terminent leur développement. D'autres meurent au cours du 5ème stade, comme dans le cas des individus nourris d'*Aristida c.b.* à l'état de feuillaison. Les larves ne disposant que de feuilles sèches ne dépassent pas le 3ème stade.

La durée de développement est un peu plus longue qu'en saison des pluies. Il n'y a pas de stade surnuméraire. Il semble donc qu'aux mois de septembre et d'octobre, le principal facteur limitant la croissance des populations larvaires soit l'alimentation, elle-même tributaire des apports en eau (essentiellement des précipitations).

En conclusion, l'influence de l'état phénologique des graminées sur le développement larvaire est plus nette en saison des pluies car les autres facteurs du milieu (température, humidité) ne sont pas limitants. En saison fraîche et sèche, le criquet migrateur n'a plus les mêmes possibilités de réponse au facteur alimentaire à cause de l'insuffisance thermique. De plus, les états phénologiques présents à cette période de l'année (fructification et chaume) ont des valeurs alimentaires très faibles par rapport aux états disponibles en saison des pluies (repousses, feuillaison, floraison).

3. Influence de l'état physiologique à l'intérieur d'un même stade phénologique.

Les conditions de croissance des graminées modifient leur état physiologique. Dans certains cas, on assiste même à des modifications de la structure épidermique (*Cynodon d.*, *Panicum p.*). Aussi, nous sommes nous demandés si la valeur d'une graminée pour l'acridien peut changer en fonction de son caractère héliophile ou sciaphile par exemple. Les essais effectués en insectarium portent sur *Cynodon d.* et *Heteropogon c.* en fin de saison des pluies (avril 1973) (tableau 48).

Tableau 48. Influence de l'état physiologique des graminées (formes héliophile et sciaphile) sur le développement larvaire en insectarium et en fin de saison des pluies.

RA	Forme	E		M					NIO		DS				
			L1	L2	L3	L4	L5				L1	L2	L3	L4	L5
Cynodon d.	héliophile	10	0	1	8	1		0	10	12	19	6+			
	sciaphile	10	0	0	6	2	2	0	12	12	28	26	17+		
Heteropogon c.	héliophile	10	0	10				0	11	8	13+				
	sciaphile	10	3	3	4			0	14	15	52				

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 41.

Dans aucun de ces 4 régimes, nous n'avons pu obtenir de développement complet ; la mortalité la plus forte apparaît généralement au 3ème stade. Elle est plus tardive pour *Cynodon d.* que pour *Heteropogon c.* L'état héliophile ou sciaphile influence surtout le moment d'apparition de la mortalité.

La durée de chaque stade est aussi différente. Pour ces deux graminées, le développement est plus rapide avec la forme héliophile. Il est en particulier remarquable que sur le *Cynodon d.* sciaphile, toutes les larves passent par un stade supplémentaire au 3ème stade alors que sur la forme héliophile, le phénomène ne se produit pas. Cependant, la mortalité très importante à ce stade est révélatrice des difficultés de croissance.

La valeur nutritive d'un état phénologique d'une graminée pour les larves *Locusta* change donc en fonction des conditions de croissance de la plante.

4. Influence de l'organe de la graminée consommée.

Dans la nature, les larves ont des affinités alimentaires différentes pour les feuilles ou les inflorescences selon les graminées. Elles préfèrent les feuilles dans le cas d'*Heteropogon c.* Par contre, elles choisissent souvent les inflorescences s'il s'agit de :

- Eragrostis c.* (valeur appétissante généralement élevée),
- Hyparrhenia r.* (valeur appétissante généralement moyenne),
- Panicum p.* (valeur appétissante généralement faible).

Les essais en insectarium sont destinés à contrôler si la valeur nutritive de ces deux organes va dans le même sens que les valeurs appétissantes pour les larves. La combinaison fleurs et feuilles est réalisée pour 3 espèces végétales sur les 4 graminées utilisées (tableau 49).

Tableau 49. Influence de l'organe des graminées consommées sur le développement larvaire en insectarium.

RA		E		M			NIO			DS			DT	NIM	NIF	PIM	PIF	
		L1	L2	L3	L4	L5	L1	L2	L3	L4	L5							
Eragrostis c.	fleurs	10	0	0	1	0	2	7	6	6	5	8	11	36	3	4	650	1040
	feuilles	10	0	0	0	1	1	8	7	6	8	7	13	41	4	4	722	840
	fleurs + feuilles	10	0	0	0	0	0	10	5	4	8	8	9	34	5	5	566	835
Heteropogon c.	fleurs	10	8	0	1	0	0	1	13	15	25	13	18	80		1		771
	feuilles	10	0	0	0	1	4	5	8	5	8	19	13	53	1	4	376	725
	fleurs + feuilles	10	9	0	0	0	0	1	13	7	5	10	7	42	1		600	
																	539	
Hyparrhenia v.	fleurs	10	5	3	1	0	0	1	14	12	15	12	22	75	1			
	feuilles	10	1	8	0	0	0	1	8	10	19	13	27	77		1		700
Panicum p.	fleurs	10	10					0	+9									
	feuilles	10	9	1				0	12	+7								
	fleurs + feuilles	10	0	10				0	6+10									

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 41.

La mortalité au cours du développement larvaire varie à la fois selon l'espèce végétale et l'organe consommé. Elle est généralement précoce (1er et 2ème stades). Nous distinguons les cas suivants :

- **développement complet :**
 - faible mortalité : *Eragrostis c.* en mélange
feuilles
inflorescences
 - mortalité moyenne : *Heteropogon c.* feuilles
 - forte mortalité : *Heteropogon c.* inflorescences
Hyparrhenia r. en mélange
inflorescences
feuilles
- **développement incomplet :** *Panicum p.* en mélange
feuilles
inflorescences

La durée de développement est aussi très influencée par le régime. Pour une même graminée, les variations vont du simple au double selon l'organe consommé. Généralement, les mélanges feuilles-inflorescences sont les plus favorables. Le développement est souvent à 5 stades, il est de 6 stades pour *Heteropogon c.* expérimenté sous forme d'inflorescences. Le poids des ailés obtenus change aussi en fonction de la nature de l'alimentation.

En comparant les effets relatifs de chaque organe pour ces 4 graminées sur la survie et la vitesse de développement des larves, nous pouvons classer la valeur potentielle des feuilles, des inflorescences et du mélange des 2 sur le *Locusta*.

	<i>Era c.</i>	<i>Hetero c.</i>	<i>Hypa r.</i>	<i>Pani p.</i>	Bilan-indice
SURVIE					
feuilles	2	1	2	3	2,0
inflorescences	3	2	1	2	2,0
mélange	1	3	—	1	1,7
VITESSE DE DEVELOPPEMENT					
feuilles	3	2	2	2	2,2
inflorescences	2	3	1	3	2,2
mélange	1	1	—	1	1,0

En conclusion, les mélanges sont bénéfiques pour le développement des larves. La valeur relative des feuilles et des inflorescences pour le *Locusta* dépend de chaque graminée.

5. Variations temporelles de l'effet des graminées.

Les essais effectués à diverses périodes de l'année pour dégager l'influence de l'état phénologique d'une graminée sur le développement larvaire révèlent que des modifications de la valeur nutritive peuvent avoir lieu au sein d'un même état phénologique. Pour le confirmer, nous entreprenons des essais pendant plusieurs saisons différentes et sur 2 années consécutives.

a. Variations saisonnières.

Pendant trois saisons consécutives, saison chaude et humide, saison fraîche et sèche, saison chaude et sèche, les graminées utilisées sont les suivantes : *Eragrostis c.*, *Aristida c.b.*, *Heteropogon c.*, *Cenchrus c.*, *Cynodon d.* et *Panicum p.*

En saison des pluies, des essais ont lieu en début et en fin de saison. En saison fraîche, nous expérimentons aussi : *Hyparrhenia r.*, *Enneapogon c.*, *Rhynchelytrum r.* et *Panicum m.*

Toutes les graminées sont présentées à l'état de floraison. Le tableau 50 indique les variations saisonnières du développement larvaire en fonction des graminées consommées.

Pour une même période de l'année, la mortalité dépend beaucoup de l'espèce graminéenne. Pour une graminée donnée, entre le début et la fin de la saison des pluies, la mortalité change peu, surtout dans le cas des plantes favorisant un développement complet à l'exception d'*Aristida c.b.* où on observe une amélioration de la survie en fin de saison des pluies. Le cas de *Panicum p.* mérite d'être signalé : jusqu'à présent, cette graminée s'est révélée être constamment défavorable pour le développement larvaire. Or, en fin de saison des pluies, la majorité des larves atteignent le dernier stade sur ce même régime. Ensuite, elles meurent en effectuant la mue imaginale. Ceci

Tableau 50. Variations saisonnières de l'effet des graminées en floraison sur le développement larvaire en insectarium.

RA		E	L1	L2	L3	L4	L5	NIO	L1	L2	L3	L4	L5	DT	NIM	NIF	PIM	PIF
Saison chaude et humide (janvier-février 1973).																		
Era c.	début	10	0	0	0	0	0	10	5	4	8	8	9	34	5	5	566	835
	fin	10	0	0	0	0	0	10	9	9	9	12	19	58	5	5	600	805
Ari c.b.	début	10	0	2	7	0	0	1	6	7	7	6	10	36	1		530	
	fin	10	0	0	2	1	1	6	9	11	11	14	22	67	2	4	550	704
Hetero c.	début	10	9	0	0	0	0	0	13	7	5	10	7	42	1		600	
	fin	10	0	1	6	1	2	0	11	21	25	43+						
Cen c.	début	10	0	0	1	4	1	4	7	6	9	10	18	50	3	1	432	604
	fin	10	0	1	0	2	2	5	8	8	10	16	21	63	2	3	508	702
	fin	10	0	0	5	1	2	2	8	13	17	14	38	90		2		657
Cyno d.	début	10	0	2	5	1	0	2	6	8	21	7	8	50		2		876
	fin	10	0	1	0	5	4	0	11	12	30	26+						
Pani p.	début	10	0	10				0	6	10+								
	début	10	10					0	9+									
	début	10	9	1				0	12	7+								
	fin	10	0	0	1	0	9	0	10	10	11	17	64	112 (morts en muant)				
Saison fraîche et sèche (juin 1973).																		
Eragrostis c.		10	7	2	0	0	0	1	30	20	16	18	15	99	1		608	
Aristida c.b.		10	10					0	29+									
		10	9	1				0	17	6+								
		10	10					0	26+									
Heteropogon c.		10	7	1	1	0	0	1	23	33	30	26	23	135	1		466	
		10	7	1	0	0	2	0	21	24	42	30	36+					
		10	8	2				0	27	2+								
Cenchrus c.		10	10					0	30+									
		10	8	2				0	22	11+								
		10	0	10				0	16	10+								
Cynodon d.		10	0	0	7	2	1	0	12	13	29	34	17+					
		10	6	3	1			0	21	28	4+							
Panicum p.		10	9	0	1			0	31	21	11+							
		10	9	1				0	43	1+								
		10	8	2				0	12	13+								
		10	10					0	18+									
Panicum m.		10	8	0	0	0	2	0	30	31	40	20+37+						
		10	1	0	8	0	5	2	24	22	43	30	25	144	1	1		
Hyparrhenia r.		10	9	1				0	16	17+								
		10	1	9				0	9	19+								
		10	10					0	16+									
		10	10					0	19+									
		10	10					0	12+									
Enneapogon c.		10	10					0	13+									
		10	10					0	11+									
		10	10					0	8+									
Rhychelytrum r.		10	10					0	23+									
		10	10					0	24+									
Saison chaude et sèche (octobre 1972).																		
Eragrostis c.		10	0	0	2	0	0	8	9	7	10	10	10	46				
Aristida c.b.		10	0	7	1	0	0	2	10	12	15	16	14	67				
Heteropogon c.		10	1	6	1	0	0	2	10	17	10	7	16	60				
Cenchrus c.		10	0	0	7	1	0	2	10	8	17	15	20	70				
Cynodon d.		10	2	1	1	0	1	5	10	11	20	14	22	77				
Panicum p.		10	0	2	7	1		0	15	22	16+							

montre d'une part, que la valeur de *Panicum p.* peut changer en fonction de son état physiologique et d'autre part, que le 5ème stade larvaire a une sensibilité particulière à ce régime.

Pendant la saison fraîche et sèche, la mortalité augmente pour toutes les graminées utilisées et se localise essentiellement au 1er stade. Des développements complets sont possibles seulement sur 3 graminées : *Eragrostis c.*, *Heteropogon c.* et *Panicum m.*

En saison chaude et sèche, la mortalité diminue et l'on retrouve des taux de survie assez semblables à ceux du début de la saison des pluies si l'on considère les 6 graminées utilisées ensemble. Une comparaison d'une plante à l'autre montre que l'effet des graminées diffère toujours selon l'espèce. Par rapport à la saison chaude et humide, la survie est meilleure pour les larves nourries de *Cynodon d.*, égale pour *Heteropogon c.* et *Panicum p.*, plus faible pour *Eragrostis c.*, *Aristida c.b.* (fin de la saison des pluies). Dans le délai des mortalités à l'intérieur de chaque stade, on observe encore des différences.

Les durées de développement augmentent généralement du début à la fin de la saison des pluies, dans des proportions différentes pour chaque graminée. La température diminue de 3°C en moyenne, et l'état physiologique des plantes a probablement changé. Les développements à 5 stades sont fréquents, sauf pour les larves élevées sur *Cynodon d.* *Panicum p.* ne provoque pas de mue supplémentaire au 3ème stade.

En saison fraîche et sèche, les durées de développement s'allongent considérablement. Le 1er stade peut durer 30 jours, le 2ème 33 jours, le 3ème 43 jours, le 4ème 34 jours et le dernier 36 jours. *Eragrostis c.* donne toujours des développements à 5 stades, mais les autres graminées (*Heteropogon c.*, *Cynodon d.* et *Panicum p.*) provoquent une mue surnuméraire. Le fait que certains régimes permettent un développement complet démontre que la mortalité observée au 1er stade est due essentiellement à la qualité de l'alimentation.

En saison chaude et sèche, la vitesse de développement s'améliore bien qu'elle soit régulièrement inférieure à celle observée en début de saison des pluies ce qui est normal, puisque la température moyenne est de 3 à 4 degrés inférieure à celle de janvier par exemple. Il est surtout important de remarquer que des 6 graminées expérimentées, seul *Cynodon d.* continue à provoquer une mue supplémentaire. Le développement complet est possible pour les larves nourries de l'une des 5 graminées sur les 6 expérimentées (excepté pour *Panicum p.*).

La valeur nutritive des graminées change en fonction des saisons même si toutes les plantes sont à un même état phénologique. Nous considérons qu'elle est optimale si :

- la mortalité des larves est faible,
- le développement larvaire rapide,
- le poids des imagos obtenus élevé.

La mortalité semble très dépendante de la valeur nutritive des espèces végétales. Par contre, la durée de développement résulte à la fois de l'espèce graminéenne et des conditions de température ambiante. Le passage par un stade surnuméraire est généralement l'indice d'un appauvrissement des qualités de la plante pour la larve. Le cas de *Cynodon d.* est particulier : sa consommation exclusive, sauf pour la forme héliophile, provoque une mue surnuméraire à toutes les saisons.

On peut admettre que la valeur alimentaire des graminées est généralement optimale en début de saison des pluies, moyenne en fin de saison des pluies et faible en fin de saison fraîche et sèche. Elle s'améliore sensiblement en saison chaude et sèche, juste avant le début des précipitations.

b. Variations interannuelles.

Chaque année est pluviométriquement originale, tant par la quantité d'eau que par la répartition spatiale et temporelle des précipitations. Il en résulte que les graminées ont une valeur nutritive différente selon les conditions de croissance qu'elles ont connues. Nous allons comparer des essais alimentaires effectués en janvier et février 1972 et 1973 en insectarium et en cages disposées sur le terrain. En insectarium, les 7 graminées utilisées sont toutes en floraison. Les résultats sont regroupés dans le tableau 51.

Tableau 51. Variations interannuelles de l'effet des graminées sur le développement larvaire en insectarium.

RA	E		M			NIO	DS					DT	NIM	NIF	PIM	PIF	
	L1	L2	L3	L4	L5		L1	L2	L3	L4	L5						
Saison chaude et humide 1972																	
Eragrostis c.	10	0	0	0	0	0	10	9	9	9	12	19	58	5	5	600	805
Cenchrus c.	10	0	1	0	2	2	5	8	8	10	16	21	63	2	3	508	702
Aristida c.b.	10	0	0	2	1	1	6	9	11	11	14	21	66	2	4	550	704
Panicum p.	10	0	0	1	0	9	0	10	10	11	17	64	112				
Cynodon d.	10	0	1	0	5	4	0	11	12	30	26+						
Heteropogon c.	10	1	6	1	2		0	11	21	25	43+						
Hyparrhenia r.	10	0	10				0	16	17+								
Saison chaude et humide 1973.																	
Eragrostis c.	10	0	0	0	0	0	10	5	4	8	8	9	34	5	5	566	835
Cenchrus c.	10	0	0	1	4	1	4	7	6	9	10	18	50	3	1	432	604
Aristida c.b.	10	0	2	7	0	0	1	6	7	7	6	10	36	1		530	
Panicum p.	10	0	10				0	6	10+								
Cynodon d.	10	0	2	5	1		2	6	8	21	7	8	50		2		876
Heteropogon c.	10	9	0	0	0	0	1	13	7	5	10	7	42	1		600	
Hyparrhenia r.	10	1	8	0	0	0	1	8	10	19	13	27	77		1	700	

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 41.

La mortalité observée en 1972 est un peu plus faible et plus tardive qu'en 1974, sauf pour la série *Eragrostis c.* qui reste toujours très favorable. Les durées de développement sont beaucoup plus longues. *Cynodon d.* provoque à chaque fois un développement à 6 stades. D'une année à l'autre, les effets de *Panicum p.* et d'*Hyparrhenia r.* sont inversés. Ces différences sont dues en partie aux moyennes thermiques plus élevées en 1973 qu'en 1972, mais aussi aux changements de valeur nutritive, car les variations n'ont pas toutes lieu dans le même sens. Dans le cas contraire, elles sont plus ou moins importantes selon les régimes.

Dans le même temps, la durée de vie larvaire des insectes nourris d'*Eragrostis c.* et d'*Heteropogon c.* est estimée en cages sur le terrain.

Eragrostis c. 38 jours en 1972 contre 30 jours en 1973

Heteropogon c. 56 jours en 1972 contre 43 jours en 1973.

Chaque série comporte 100 larves nouveau-nées réparties en 5 cages.

Comme en insectarium, le développement est plus rapide en 1973 qu'en 1972 tout en restant dépendant de la nature de l'alimentation.

En résumé, l'effet du régime alimentaire sur les larves change en fonction des saisons selon des dominantes générales. Il est certain que la valeur nutritive des

graminées est globalement plus favorable en début qu'en fin de saison des pluies, en saison chaude et humide qu'en saison fraîche et sèche. Cependant, chaque année, des modifications particulières de la valeur des graminées ont lieu en relation avec l'évolution thermique et pluviométrique.

B. ETUDE DES REGIMES MIXTES.

Pour compléter l'étude des régimes simples, nous avons procédé à des essais alimentaires en insectarium suivant deux options différentes :

— pour la première, nous avons modifié le régime alimentaire au 3ème et au 4ème stade. Le changement de régime au 3ème stade est réalisé pour recréer les effets d'une évolution phénologique spécifique des graminées et pour voir dans quelles conditions, la mue supplémentaire très caractéristique de *Cynodon d.* peut être évitée. Le changement au 4ème stade reproduit les effets du déplacement des larves âgées des sites de pontes vers les milieux périphériques.

— pour la seconde, nous avons expérimenté des mélanges de graminées représentatives des milieux xérotrophes, mésotrophes et hygrotrophes du plateau de Bédioky, des clairières Mahafaly et des plaines côtières Mahafaly et Karimbolo.

1. Influence des changements de régime pendant la vie larvaire.

a. Changement de régime au troisième stade.

L'évolution phénologique des graminées peut contraindre les larves à changer de régime au cours de leur développement. Quatre combinaisons sont expérimentées (tableau 52). Les deux premières sont :

Eragrostis c. puis *Digitaria b.* (graminées-types des lieux de ponte)

Aristida c.b. puis *Heteropogon c.* (graminées-types des lieux de dispersion)

Tableau 52. Influence d'un changement de régime alimentaire au cours de la vie larvaire sur le développement du criquet migrateur en insectarium et en saison chaude et humide.

RA	E		M				NIO		DS					DT	NIM	NIF	PIM	PI
	L1	L2	L3	L4	L5		L1	L2	L3	L4	L5							
Régime témoins.																		
Eragrostis c.	10	0	0	0	0	0	10	5	4	8	8	9	34	5	5	566	83	
Aristida c.b.	10	0	2	7	0	0	1	6	7	7	6	10	36	1		530		
Cynodon d.	10	0	2	5	1	0	2	6	8	21	7	8	50		2		87	
Digitaria b.	10	5	3	0	0	1	1	8	8	11	14	16	57	1		363		
Heteropogon c.	10	8	0	1	0	0	1	13	11	25	19	18	86		1		77	
Changement de régime alimentaire au 3ème stade larvaire.																		
Era puis Digi	10	0	1	7	0	0	2	7	7	12	20	22	68	1	1	574	103	
Ari puis Hetero	10	0	0	3	5	0	2	9	7	9	17	21	63	1	1	450	56	
Era puis Cyno	10	0	2	2	1	0	5	8	7	9	9	14	47	2	3	430	71	
Cyno puis Era	10	0	0	0	0	1	9	9	7	9	5	11	41	5	4	707	87	
Changement de régime alimentaire au 4ème stade larvaire.																		
Era puis Hetero	10	0	0	0	5	3	2	7	5	6	18	24	60	1	1	437	61	
Hetero puis Era	10	0	1	9	/		0	12	5	15	+							
	10	3	6	1	/		0	13	8	7	+							
	10	0	2	8	/		0	12	8	18	+							
	10	3	7	/			0	12	6+	/								
Era puis Hetero																		
+ Era	10	0	0	5	4	0	3		6	8	19	18	58	2	1	524	40	
Hetero puis Hetero																		
+ Era	10	0	8	0	0	0	2		12	27	19	32	98	1	1	617	73	

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 41.
Indication du moment du changement de régime alimentaire.

Si *Eragrostis c.* est imposé toute la vie, la viabilité est excellente, le développement rapide. Dans les mêmes conditions, *Digitaria b.* provoque une mortalité précoce ; la durée des derniers stades est allongée. Si *Digitaria b.* est fournie aux larves après qu'elles aient consommées de l'*Eragrostis c.*, la mortalité devient très importante au troisième stade. Les deux stades suivants durent plus longtemps. Les effets défavorables de cette plante se manifestent très vite et sont même accusés lorsque les larves ont connu auparavant des conditions alimentaires meilleures.

Aristida c.b. seul provoque une forte mortalité, mais le développement est assez rapide. *Heteropogon c.* en régime simple provoque une mortalité forte, précoce, et un développement lent chez les individus survivants. Si *Heteropogon c.* est consommé au milieu de la vie larvaire, la mortalité est importante comme sur *Aristida c.b.* mais la durée du 3ème stade est écourtée par rapport à celle observée lorsque la graminée est consommée pendant toute la vie. L'ingestion d'*Aristida c.b.* aux deux premiers stades larvaires a donc encore des répercussions sur la durée du stade suivant. Par contre, les deux derniers stades sont caractéristiques de l'effet d'*Heteropogon c.* Les aîlés obtenus sont très légers, surtout la femelle.

Les deux autres combinaisons sont formées à la suite d'une observation précise. Nous avons constaté que *Cynodon d.* provoque régulièrement l'apparition d'une mue supplémentaire au milieu du développement larvaire en saison des pluies comme en saison sèche (exception faite pour l'état héliophile-nitrophile). Les deux combinaisons graminéennes suivantes ont pour but de vérifier si ce stade surnuméraire se maintient ou disparaît dans le cas d'un changement de nourriture :

Eragrostis c. puis *Cynodon d.*

Cynodon d. puis *Eragrostis c.*

Lorsque *Cynodon d.* succède au début du 3ème stade à *Eragrostis c.*, il ne se produit pas de mue surnuméraire. Sa durée d'action n'est donc pas suffisante, le passé alimentaire en annule les effets. Dans le cas contraire, la consommation de *Cynodon d.* aux 2 premiers stades ne suffit pas à provoquer la mue surnuméraire s'il est remplacé ensuite par *Eragrostis c.* Nous concluons que l'effet de *Cynodon d.* sur le type de développement n'apparaît que s'il constitue la nourriture exclusive aux trois premiers stades.

b. Changement de régime au quatrième stade.

Eragrostis c. (graminée mésophile) et *Heteropogon c.* (graminée méso-xérophile), ont des valeurs nutritives très différentes. Nous allons examiner les conséquences d'un changement de régime au 4ème stade lorsque les capacités de dispersion des larves sont suffisantes pour les faire quitter les lieux de ponte. La composition des régimes est différente de ceux précédemment étudiés car la signification des essais alimentaires n'est pas la même. Les combinaisons suivantes sont expérimentées :

— *Eragrostis c.* puis *Heteropogon c.*

— *Heteropogon c.* puis *Eragrostis c.*

— *Eragrostis c.* puis *Heteropogon c.* et *Eragrostis c.*

— *Heteropogon c.* puis *Heteropogon c.* et *Eragrostis c.*

Si *Heteropogon c.* remplace *Eragrostis c.* au 4ème stade, la mortalité augmente aussitôt et la durée de développement s'allonge. Les effets sont caractéristiques d'*Heteropogon c.* L'incidence de ce dernier régime est donc immédiate.

Dans la combinaison inverse, *Heteropogon c.* puis *Eragrostis c.*, nous n'avons pas pu obtenir de larves dépassant le 4ème stade en dépit de 4 répétitions. Ce résultat était prévisible puisque sur *Heteropogon c.*, la mortalité larvaire est très forte et précoce. Néanmoins, nous espérons obtenir quelques survivants pour apprécier l'effet d'*Eragrostis c.* à partir du 4ème stade. Aucun individu n'ayant dépassé le 3ème stade, il est donc impossible de savoir si *Eragrostis c.* permet une récupération rapide au 4ème stade.

Le remplacement d'*Eragrostis c.* par un mélange d'*Eragrostis* et d'*Heteropogon c.* en proportion égale, montre que les deux derniers stades sont caractéristiques d'*Heteropogon c.* bien que les larves consomment plutôt de l'*Eragrostis c.* (80 % des fèces).

Si *Heteropogon c.* est consommé avant le mélange, la mortalité est forte pendant sa durée d'action au cours des 3 premiers stades. Les 4ème et 5ème stades ont des durées rappelant celles d'*Heteropogon c.* Les larves ingèrent d'ailleurs plus d'*Heteropogon c.* que précédemment (40 % du contenu des fèces) ce qui fait penser à une mémoire sensorielle, les individus ayant tendance à préférer les aliments dont ils ont l'habitude de se nourrir. MICHEL (1973) a constaté chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk.) que le fait d'avoir goûté une herbe suffit à doubler la distance de détection de celle-ci en cas d'une nouvelle présentation et que la quête alimentaire est très activée. En particulier les préliminaires de reconnaissance sont simplifiés ou escamotés. Si en insectarium dans le cas présent, nous pensons que ce phénomène s'est probablement réalisé, en revanche, on ne sait rien de son importance dans la nature pour la constitution du régime alimentaire.

Les changements de régime ont donc généralement un impact important sur le développement larvaire. Comme pour les ailés, on constate un ajustement rapide révélant l'influence de la dernière graminée ingérée. Les répercussions d'une alimentation antérieure ne dépassent pas la durée d'un stade, du moins d'après les critères considérés.

2. Influence des régimes mixtes maintenus pendant toute la vie larvaire.

L'effet des régimes mixtes imposés aux larves pendant tout le développement est étudié en saison chaude et humide, et en saison chaude et sèche.

a. Saison chaude et humide.

Le tableau 53 récapitule les observations réalisées en insectarium sur les combinaisons graminéennes suivantes :

<i>Eragrostis c.</i>	+ <i>Enneapogon c.</i>	Milieu mésotrophe	Mélanges représentatifs du plateau Betsioky.
<i>Eragrostis c.</i>	+ <i>Cynodon d.</i>		
<i>Eragrostis c.</i>	+ <i>Digitaria b.</i>		
<i>Eragrostis c.</i>	+ <i>Aristida c.b.</i>		
<i>Aristida c.b.</i>	+ <i>Heteropogon c.</i>	Milieu xérotrophe	
<i>Cynodon d.</i>	+ <i>Hyparrhenia</i>	Milieu hygrotrophe	
<i>Heteropogon c.</i>	+ <i>Panicum p.</i>	Mélanges représentatifs du plateau Mahafaly.	
<i>Heteropogon c.</i>	+ <i>Hyparrhenia r.</i>		
<i>Eragrostis c.</i>	+ <i>Enneapogon c.</i>	Mélanges représentatifs des plaines côtières Mahafaly et Karimbolo.	
<i>Cenchrus c.</i>	+ <i>Panicum p.</i>		
<i>Cenchrus c.</i>	+ <i>Panicum p.</i> + <i>Enneapogon c.</i>		

Parmi les combinaisons représentatives du plateau de Bédioky, toutes celles qui contiennent *Eragrostis c.* donnent une faible mortalité et un développement rapide. Dans ces mélanges, les larves consomment entre 67 et 76 % d'*Eragrostis c.* Tous les développements sont à 5 stades, même avec *Cynodon d.* Le poids des ailés à l'émergence varie selon les régimes. Les femelles les plus légères sont obtenues sur le mélange *Eragrostis c.* et *Aristida c.b.*

Dans la combinaison *Aristida c.b.* et *Heteropogon c.*, Les larves consomment à peu près autant de chacune des deux graminées. La mortalité précoce observée dans les élevages sur *Heteropogon c.* seul est éliminée. Par contre, le temps de développement est aussi long. La valeur alimentaire de ce mélange est plutôt favorable pour le criquet migrateur surtout par réduction de la mortalité.

Tableau 53. Influence de la consommation simultanée de deux graminées sur le développement larvaire en insectarium en saison chaude et humide.

RA	E		M		NIO		DS					DT	NIM	NIF	PIM	PIF	
	L1	L2	L3	L4			L5	L1	L2	L3	L4						L5
Régimes témoins.																	
Eragrostis c.	10	0	0	0	0	0	10	5	4	8	8	9	34	5	5	566	835
Enneapogon c.	10	1	1	0	1	1	6	6	7	6	8	11	38	3	3	662	956
Aristida c.b.	10	0	2	7	0	0	1	6	7	7	6	10	36	1		530	
Heteropogon c.	10	9	0	0	0	0	1	13	7	5	10	7	42	1		600	
Cenchrus c.	10	0	0	1	4	1	4	7	6	9	10	18	50	3	1	432	604
Cynodon d.	10	0	2	5	1	0	2	6	8	21	7	8	50		2		876
Digitaria b.	10	5	3	0	0	1	1	8	8	11	14	16	57	1		363	
Hyparrhenia r.	10	5	3	1	0	0	1	14	12	15	12	22	75	1		539	
Panicum p.	10	0	10				0	6	10+								
Plateau de Bétioky.																	
Era + Enneapogon c.	10	0	0	1	0	1	8	6	4	6	9	8	33	6	2	668	934
Era + Cynodon d.	10	0	2	1	0	0	7	7	6	5	7	9	34	2	5	784	950
Era + Digitaria b.	10	0	0	0	0	0	10	6	6	6	8	11	37	3	7	608	948
Era + Aristida c.b.	10	1	0	1	0	1	7	5	6	7	9	9	36	2	5	675	798
Aro + Heteropogon c.	10	0	0	0	3	0	7	6	5	9	10	11	41	5	2	673	750
Cyn + Hyparrhenia r.	10	2	3	0	1	0	4	8	5	10	9	10	42	2	2	492	602
Clairières Mahafaly.																	
Hetero + Panicum p.	10	0	0	8	1	1	0	8	7	17	17	70+					
Hetero + Hyparrhenia	10	8	2				0	10	4+								
	10	7	3				0	10	7+								
	10	3	6	0	1		0	8	12	14	11+						
Plaines côtières Mahafaly et Karimbolo.																	
Era + Enneapogon c.	10	0	0	1	0	1	8	6	4	6	9	8	33	6	2	668	934
Cenchrus + Panicum p.	10	0	0	6	1	1	2	6	7	14	9	14	50	2		428	
Cen + Pani + Ennea	10	1	6	0	0	0	3	8	8	8	9	16	49		3		891

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 41.

Si *Cynodon d.* est offert en même temps que *Hyparrhenia r.*, les larves comme les ailés préfèrent le *Cynodon d.* (85 % des fèces). Mais les 15 % d'*Hyparrhenia r.* suffisent à supprimer la mue surnuméraire caractéristique de l'effet de *Cynodon d.* en régime simple. Le nombre d'imagos obtenus est de 4. Il est de 1 sur *Hyparrhenia r.* et de 2 sur *Cynodon d.* L'effet du mélange est donc favorable à la survie. La mortalité aux premiers stades rappelle celle des larves nourries d'*Hyparrhenia r.* seule, bien qu'elle soit moins forte. La durée totale du développement est écourtée sur le mélange par rapport à celle obtenue sur *Cynodon d.* seul. Le mélange de ces deux graminées est donc une nouvelle fois bénéfique pour l'acridien.

Aucun des mélanges graminéens que l'on trouve dans les clairières Mahafaly n'assure le développement larvaire complet dans nos conditions d'étude. Dans la combinaison *Heteropogon c.* et *Panicum p.*, les 20 % de *Panicum p.* ingéré empêchent la mue imaginale de se produire. Nous pouvons faire un rapprochement avec les effets de *Panicum p.* dans le cas où il permet la survie des larves que nous avons étudié en fin de saison des pluies. La larve de 5ème stade survit 70 jours sans muer. En outre, l'allongement de la durée du 3ème stade n'est pas dû à une mue supplémentaire. Lorsque la survie est possible, *Panicum p.* a donc une action spécifique au niveau de l'accomplissement de la mue imaginale, se révélant en cela aussi original que *Cynodon d.* qui provoque régulièrement une mue supplémentaire au milieu du développement larvaire.

Le mélange d'*Heteropogon c.* et *Hyparrhenia r.* est toujours défavorable bien que les larves consomment 75 % d'*Heteropogon c.* et 25 % d'*Hyparrhenia r.* La mortalité est régulièrement importante et précoce.

Les mélanges que l'on trouve dans la nature sur les plaines côtières Mahafaly et Karimbolo sont plus favorables. On obtient une bonne survie si *Eragrostis c.* est associé à *Enneapogon c.* Ces deux graminées constituent des formations typiques des friches et des jachères. En présence de *Cenchrus c.* et de *Panicum p.*, les larves consomment 80 % de *Cenchrus c.* La mortalité est importante au 3ème stade, certains individus font une mue surnuméraire. La durée de développement des larves est la même que celle enregistrée sur *Cenchrus c.* seul. L'addition d'*Enneapogon c.* au mélange précédent n'améliore pas beaucoup la survie des individus, ni le temps de développement, et pourtant, cette graminée est très favorable au développement larvaire quand elle est consommée seule ou en mélange avec *Eragrostis c.*

Les régimes mixtes ont donc des effets intermédiaires ou synergiques par rapport aux qualités de chaque graminée entrant dans la composition des mélanges, sur le développement larvaire en saison des pluies. Chaque graminée a un niveau d'action privilégié : mortalité précoce, mue surnuméraire, allongement du dernier stade, qui peut être masqué ou renforcé selon l'espèce végétale ingérée en même temps.

b. Saison chaude et sèche.

En saison chaude et sèche, 7 des mélanges précédents sont expérimentés à nouveau, avec les régimes simples servant de régimes témoins (tableau 54).

Tableau 54. Influence de la consommation simultanée de deux graminées sur le développement larvaire en insectarium et en saison chaude et sèche.

RA	E		M				NIO	DS					DT
	L1	L2	L3	L4	L5	L1		L2	L3	L4	L5		
Régimes témoins.													
Eragrostis c.	10	0	0	2	0	0	8	9	7	10	10	10	46 jours
Heteropogon c.	10	1	6	1	0	0	2	10	17	10	7	16	60
Aristida c.b.	10	0	7	1	0	0	2	10	12	15	16	14	67
Cenchrus c.	10	0	0	7	1	0	2	10	8	17	15	20	70
Cynodon d.	10	2	1	1	0	1	5	10	11	20	14	22	77
Panicum p.	10	0	2	7	1		0	15	22	16+			
Hyparrhenia r.	10	10					0	15+					
Era + Cynodon d.	10	0	1	1	0	0	8	10	8	7	11	12	48
Era + Aristida c.b.	10	0	0	0	0	2	8	10	8	9	9	13	49
Ari + Heteropogon c.	10	0	2	0	2	1	5	10	9	7	15	16	57
Hetero + Hyparrhenia r.	10	8	0	1	0	0	1	12	11	13	12	14	62
Cyno + Hyparrhenia r.	10	2	1	5	1	0	1	11	11	16	16	18	72
Hetero + Panicum p.	10	3	3	3	0	1	0	16	11	12	9+		
Cenchr + Panicum p.	10	0	4	6			0	15	22	16+			

Les abréviations utilisées sont les mêmes que celles du tableau 41.

La mortalité est faible pour le mélange *Eragrostis c.* et *Cynodon d.* ou *Aristida c.b.* et pour *Aristida c.b.* et *Heteropogon c.* Elle est forte pour les quatre autres mélanges, dont 2 seulement permettent d'obtenir des ailés. Dans cette série expérimentale, l'augmentation de la mortalité va de paire avec l'allongement de la vie larvaire.

Tous les développements sont à 5 stades, y compris ceux qui ont lieu sur les combinaisons où *Cynodon d.* est impliqué.

Par rapport aux régimes témoins, les mélanges de graminées donnent des effets assez proches de la graminée la plus favorable, ou même synergiques. Pour le mélange *Aristida c.b.* et *Heteropogon c.*, la survie est améliorée et la durée de développement plus courte que sur les 2 régimes correspondants. Dans aucun cas nous n'avons pu mettre en évidence d'effets antagonistes entre 2 graminées sur le développement larvaire.

Par rapport aux essais effectués en saison des pluies, la mortalité est un peu plus élevée, le développement est plus lent mais les effets des mélanges sont à peu près les mêmes. On peut donc conclure que les combinaisons des graminées ont soit des effets intermédiaires pour les larves, soit des effets bénéfiques : mortalité moins élevée, développement plus rapide.

c. Etude des régimes naturels.

Comme pour les ailés, le principe de la mise en évidence du facteur alimentaire consiste à suivre la dynamique des populations acridiennes dans plusieurs biotopes soumis aux mêmes conditions méso-climatiques.

Les populations larvaires sont étudiées simultanément dans deux biotopes proches l'un de l'autre :

- le fourré à *Acacia f.*
- la prairie à *Cynodon d.*

Les critères utilisés sont les variations de la survie larvaire et les différences de la durée de développement. Dans ce dernier cas, nous considérons en plus :

- la savane à *Hyphaene sh.* et *Aristida c.b.*
- la périphérie des mares temporaires.

1. Variations de la survie larvaire.

La survie larvaire est calculée dans le fourré à *Acacia f.* et la prairie de *Cynodon d.* pour toutes les reproductions individualisées (1) entre juin 1971 et juillet 1973. Des opérations de marquages-lâchers et recaptures des larves marquées ont permis de corriger le biaisage des échantillonnages en fonction des stades (LAUNOIS, 1974 c.p.). Les coefficients de correction utilisés sont établis à partir du stade 5 comme référence. On obtient :

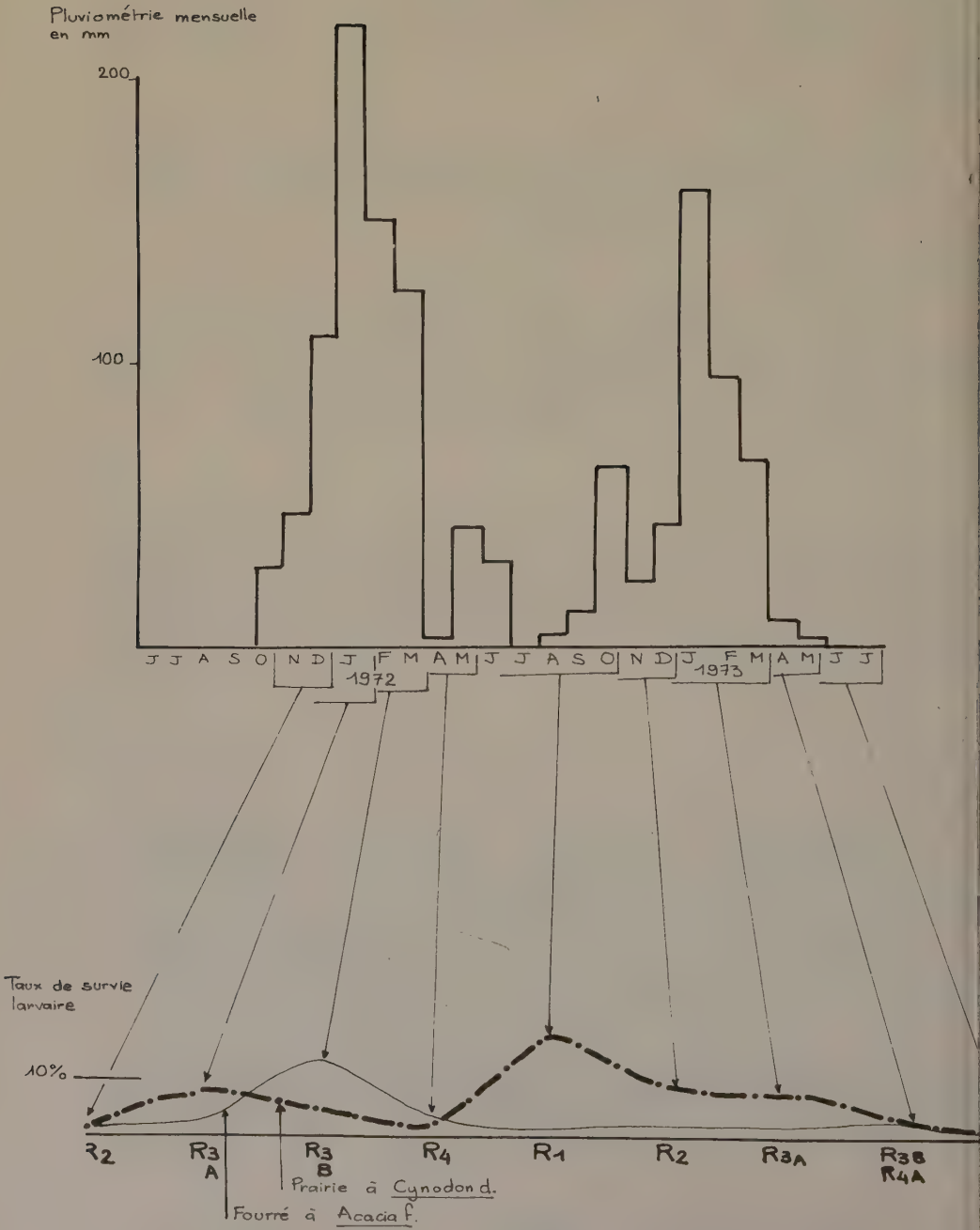
- stade 1 : 16,0
- stade 2 : 3,4
- stade 3 : 2,1
- stade 4 : 1,7
- stade 5 : 1,0

Le graphique 25 indique en fonction de la pluviométrie, les variations du taux de survie des larves : celui-ci est établi par le rapport entre le nombre d'ailés obtenus et le nombre de larves nouveau-nées pour les 2 biotopes.

La mortalité larvaire est très importante. Souvent moins de 15 % des larves nouveau-nées parviennent à l'état imaginal. Il est clair que les facteurs de destruction des larves ont une action beaucoup plus considérable qu'en élevage, et que cette mortalité presque systématique n'a que peu de rapport avec le facteur alimentaire

1) Le terme « reproduction » est pris ici dans le sens de DESCAMPS (1962) pour éviter le terme « génération » qui présume d'une filiation impossible à établir dans l'état actuel de nos connaissances.

Figure 25. Variations de la survie larvaire pendant plusieurs reproductions successives dans deux biotopes permanents du criquet migrateur soumis aux mêmes évènements météorologiques.



puisqu'en insectarium, nous avons obtenu des développements complets de tous les individus dans les cas les plus favorables. Aussi la mise en évidence de l'effet de l'alimentation ne peut se faire que sur les variations du pourcentage de survie d'une saison à l'autre. Comme elles sont faibles, il est probable que le facteur alimentaire influe relativement peu, au moins dans les conditions d'observation.

D'une façon générale, la prairie à *Cynodon d.* assure une meilleure survie que le fourré à *Acacia f.*, bien que la quantité d'œufs déposés dans ce dernier biotope soit toujours très supérieure. En considérant chacune des 9 reproductions successives (1), on constate que la survie dans ces 2 milieux est la même en période relativement peu pluvieuse, en début (R2 de 1971) et en fin de saison des pluies (R4 de 1972, R3B et R4A et B de 1973). Par contre, en saison pluvieuse, la prairie de *Cynodon d.* est plus précocément favorable que le fourré à *Acacia f.*, ce qui est prévisible car elle est alimentée en eau comme nous l'avons déjà dit par une nappe phréatique perchée. C'est probablement ce qui explique qu'en 1972 - 1973, pendant une saison des pluies déficitaire, la prairie à *Cynodon d.* permet une meilleure survie larvaire. Cependant, les effectifs des populations larvaires y sont beaucoup plus faibles car la majorité des œufs sont déposés dans le fourré à *Acacia f.* Le facteur alimentaire est vraisemblablement impliqué dans les potentialités plus importantes de la prairie à *Cynodon d.*, mais il traduit davantage les conséquences d'une humidité persistante que la valeur potentielle des graminées présentes.

2. Variations des durées de développement.

Pour une cohorte larvaire (janvier à mars 1973), la durée minimale de chaque stade est indiquée dans le tableau 55. L'étude porte sur 4 biotopes floristiquement différents et proches les uns des autres.

Tableau 55. Durée minimale de chaque stade larvaire en saison des pluies dans 4 biotopes de la station d'Antsokoaky.

	L1	L2	L3	L4	L5	Durée totale de développement
Fourré à <i>Acacia f.</i>	4	4	4	10	14	36 jours
Prairie à <i>Cynodon d.</i>	4	3	3	5	6	21
Savane à <i>Hyphaene s.</i>	5	4	5	7	12	33
Mares temporaires	3	3	4	6	8	24

Toutes les larves prises en considération ont effectué un développement à 5 stades. Les différences observées pendant les 3 premiers stades sont très faibles. Pour le 4ème et le 5ème stade, les durées varient du simple au double, les développements les plus rapides sont observées sur la prairie à *Cynodon d.* et la périphérie des mares temporaires.

En dehors de ces 2 séries d'observations prises ici comme exemple, nous en avons effectué d'autres en essayant à chaque fois de mettre en évidence des différences qui pourraient être dues indiscutablement au facteur alimentaire. Toutes ces tentatives n'apportent que des présomptions supplémentaires à celles déduites des données déjà rapportées. L'étude de l'effet de l'alimentation sur le développement larvaire dans les conditions naturelles aurait été plus probante si les valeurs nutritives des différentes phytocénoses avaient été plus contrastées. Nous aurions pu imaginer par exemple,

1) R4A et B sont 2 fractions de la reproduction larvaire R4 (descendants de la R3 imaginale) dont les développements sont décalés dans le temps.

de comparer simultanément la dynamique des populations dans un milieu herbacé alimentaires très favorable par rapport à un milieu médiocre du point de vue nutritif. Malheureusement, de telles situations sont rares, car les ailés déposent les œufs dans des sites potentiellement favorables au développement des larves. Dans le cas contraire, les populations larvaires sont d'importance trop faible pour être échantillonnées.

Conclusions.

Au terme de cette étude, il ressort clairement que le développement des larves est largement dépendant du régime alimentaire dans les conditions expérimentales.

Cinq aspects généraux méritent d'être soulignés :

- la spécificité d'action de chaque graminée sur le développement larvaire,
- les effets des changements de régime pendant la vie larvaire,
- l'effet de la consommation simultanée de 2 graminées,
- la plasticité du développement larvaire,
- la notion de valeur nutritive des graminées pour les larves.

— La spécificité d'action de chaque graminée.

Chaque graminée consommée a une action spécifique sur la mortalité, le temps de développement des larves et le poids des ailés à l'émergence. Comme l'influence des graminées porte simultanément sur ces critères et souvent dans le même sens, il est possible de les classer en 4 catégories par une appréciation globale de leurs effets :

- **graminées très favorables** : mortalité faible et vitesse de développement rapide,
- **graminées favorables** : mortalité moyenne et vitesse de développement rapide,
- **graminées moyennes** : forte mortalité, vitesse de développement plus lente mais possibilité de développement complet,
- **graminées défavorables** : très forte mortalité, vitesse de développement très lente et développement complet rare.

Pour donner un aperçu du classement de 13 graminées communes dans le Sud-Ouest malgache par rapport à leurs effets sur le développement larvaire, nous avons indiqué (tableau 56) la position relative de chaque graminée,

- en saison chaude et humide (4 classes de valeur nutritive : très favorable, favorable, moyen et défavorable),
- et en saison fraîche et sèche (2 classes de valeur nutritive : moyen et défavorable) ;

pour 4 états phénologiques principaux :

- jeunes feuilles (début de feuillaison),
- état de floraison,
- état de fructification,
- état de chaume.

Nous avons aussi noté la saison pendant laquelle chacun de ces états est le plus abondant pour une année pluviométriquement moyenne. Les caractéristiques particulières du développement larvaire qui sont prises en considération, sont les suivantes :

- développement complet à 5 ou 6 stades. Dans le cas où le développement est à 6 stades, une distinction est faite entre l'apparition régulière de la mue supplémentaire et l'apparition saisonnière coïncidant avec une altération de la valeur nutritive ;
- développement incomplet. Les cas où la mortalité précoce est régulièrement observée sont consignés.

Ce tableau synthétique appelle quelques remarques :

- la valeur nutritive d'une graminée n'est pas stable. Elle dépend bien sûr de l'espèce, mais aussi de l'état phénologique de la plante et de la période de l'année où celle-ci est consommée par l'insecte. En effet, les caractères thermo-hydriques du

bleau 56. Récapitulation de l'effet de chacune des principales graminées consommées par le *Locusta m.c.* dans le Sud-Ouest Malgache sur le développement larvaire.

non soulignée, sans astérisque : développement larvaire complet en 5 stades
 soulignée , sans astérisque: développement larvaire complet en 6 stades quelle que soit la saison
 soulignée , sans astérisque: développement larvaire complet, en 6 stades (non obligatoire)
 * développement larvaire incomplet
 * précoce caractéristique.

SAISON CHAUDE ET HUMIDE				Réalisation fréquente
☒ TRÈS FAVORABLE	☒ FAVORABLE	☐ MOYEN	☐ DÉFAVORABLE	
Eragrostis c. Enneapogon c.	<u>Cynodon d.</u> Chloris v. Panicum m.	Aristida c.b. Cenchrus c. ⊙ Heteropogon c. Digitaria b.	⊙ Hyparrhenia r. * Panicum p. * Bracharia d. * Rhynchelytrum r.	DEBUT DE LA SAISON DES PLUIES
Eragrostis c. Enneapogon c. <u>Cynodon d.</u>	Chloris v. Panicum m. Aristida c.b. Digitaria b.	Cenchrus c. ⊙ Heteropogon c. (Panicum p.)	* Hyparrhenia r. * Panicum p. * Bracharia d. * Rhynchelytrum r.	ACMÉ DE LA SAISON DES PLUIES
	Eragrostis c. Enneapogon c. <u>Cynodon d.</u>	Chloris v. Panicum m. Aristida c.b. (Panicum p.)	⊙ Digitaria b. ⊙ Cenchrus c. ⊙ Heteropogon c. * Hyparrhenia r. * Panicum p. * Bracharia d. * Rhynchelytrum d.	FIN DE LA SAISON DES PLUIES
			* Eragrostis c. * Enneapogon c. * Cynodon d. * Chloris v. * Panicum m. * Aristida c.b. * Cenchrus c. * Heteropogon c. * Digitaria b. * Hyparrhenia r. * Panicum p. * Bracharia d. * Rhynchelytrum r.	SAISON SÈCHE
☐ MOYEN		☐ DÉFAVORABLE		

milieu modifie l'état physiologique des plantes d'une part, et les possibilités de réponse de la larve au facteur alimentaire d'autre part. L'importance du facteur alimentaire est maximale en saison chaude, minimale en saison fraîche. Elle dépend du caractère plus ou moins limitant des autres facteurs du milieu.

— Pour être valable, le classement des graminées en fonction de leurs effets potentiels sur le développement larvaire devrait être toujours effectué au moment où chaque graminée atteint sa valeur nourissante optimale. Cette appréciation pourrait être complétée par l'amplitude des variations possibles en fonction des conditions de croissance des graminées, de l'organe consommé...

— Toutes les graminées, même les plus favorables à un certain état, deviennent défavorables au développement larvaire lorsqu'elles sont en chaume. Les larves ont absolument besoin de consommer des graminées en végétation pour se développer.

— Si nous considérons à présent la période de l'année où chaque état phénologique est le plus fréquent, il est clair que la valeur nutritive moyenne des graminées change, mais ce type de représentation permet d'insister sur le fait que toutes les espèces ne sont pas simultanément favorables ou défavorables. Le jugement porté sur la valeur d'un tapis herbacé pour les larves doit donc être nuancé en fonction des espèces graminéennes présentes.

— L'effet des changements de régime pendant la vie larvaire.

Tous les changements de régime se produisant presque obligatoirement pendant la vie larvaire, sont les conséquences d'une évolution phénologique de la végétation modifiant les valeurs appétissantes des graminées ou du déplacement des larves âgées les amenant dans des biotopes à ressources alimentaires différentes. Très généralement, la larve subit immédiatement les effets de la nouvelle graminée consommée. Le passé alimentaire ne semble pas marquer le développement ultérieur de la larve au delà de la durée d'un stade, ce qui peut être le signe de la plasticité d'une espèce susceptible de s'adapter rapidement à des conditions nouvelles. Dans la nature, la vitesse de développement des larves est rarement régulière. Elle subit toujours des accélérations ou des ralentissements successifs.

— L'effet de la consommation simultanée de deux graminées.

Lorsque la larve se trouve en présence de deux graminées, elle consomme très souvent préférentiellement une espèce plutôt que l'autre. Mais, dans les combinaisons graminéennes expérimentées, nous n'avons jamais eu de cas où une plante est complètement délaissée. Le régime est donc toujours mixte et les effets sur le développement larvaire peuvent être compris entre ceux obtenus sur les 2 régimes simples correspondants, ou se rapprocher des effets de la graminée la plus favorable. Le résultat s'explique car la larve ingère régulièrement en plus grande quantité la graminée potentiellement la plus convenable pour assurer sa croissance. Il y a des cas où des effets synergiques sont visibles surtout par une accélération du développement, ce qui tend à prouver que les graminées ont alors des qualités complémentaires. Nous n'avons pas observé de régimes mixtes à effets antagonistes.

Pour donner une représentation schématisée des effets des régimes mixtes, nous avons considéré dans le tableau 57 les principales répercussions sur le développement des larves. Elles sont décrites comme précédemment en régimes simples : mélanges très favorables, favorables, moyens et défavorables. Il est important de signaler que :

— ce tableau tient compte des consommations relatives de chaque plante,
— les graminées sont jugées à leur valeur optimale, ce qui est généralement le cas en début de cycle biologique et en saison des pluies,

Les mélanges des 9 graminées utilisées sont régulièrement plus favorables que les espèces prises séparément.

Tableau 57. Récapitulation de l'effet des graminées consommées en mélange par le *Locusta* sur le développement larvaire.

REGIMES MIXTES	Eragrostis c.	Heteropogon c.	Cynodon d.	Enneapogon c.	Aristida c.b.	Cenchrus c.	Hyparrhenia r.	Digitaria b.	Panicum p.
Eragrostis c.	■								
Heteropogon c.	●	□							
Cynodon d.	■	□	●						
Enneapogon c.	■	●	■	■					
Aristida c.b.	■	□	●	■	□				
Cenchrus c.	■	□	●	●	□	□			
Hyparrhenia r.	□	□	□	□	□	□	□		
Digitaria b.	●	□	□	●	□	□	□	□	
Panicum p.	□	□	□	□	□	□	□	□	□

Effets des mélanges sur le développement larvaire

- très favorable
- favorable
- moyen
- défavorable

Les graminées sont testées au moment où elles ont une valeur nutritive optimale pour l'acridien (début de cycle biologique).

— La plasticité du développement larvaire.

Déjà signalée à propos des changements de régime, il est utile de revenir sur cette notion car elle est importante pour l'espèce. En premier lieu, les mortalités précoces semblent être la conséquence d'une sélection pour garder en vie les individus les plus aptes à se développer à partir d'un régime alimentaire imposé. Ce type de mortalité est observé particulièrement sur les graminées les plus défavorables. En second lieu, la durée de développement à chaque stade varie dans des proportions considérables selon les régimes et les conditions ambiantes, tout en restant compatible avec la survie d'une fraction de la population. Les valeurs extrêmes observées sont les suivantes :

- stade 1 : de 3 à 43 jours
- stade 2 : de 3 à 31 jours
- stade 3 : de 3 à 43 jours (mue supplémentaire : 21 à 22 jours)
- stade 4 : de 5 à 30 jours
- stade 5 : de 6 à 64 jours.

la durée totale de développement varie donc de 20 à 211 jours, ce qui est considérable pour une espèce polyvoltine.

— La notion de valeur nutritive des graminées pour les larves.

Nous concluons en insistant sur la définition de la valeur nutritive des graminées pour les larves, notion sous-jacente aux aspects qui viennent d'être envisagés.

Comme pour les imagos, les caractères fondamentaux permettant de juger de la valeur d'une graminée se rapportent à la survie et à la vitesse de développement des larves soumises à un régime alimentaire particulier. En pratique, l'indice de valeur nutritive d'une espèce végétale est donnée par l'expression suivante :

$$\text{Indice de valeur nutritive d'une graminée} = \frac{\text{NL nouveau-nées} - \text{NL mortes}}{\text{Durée de développement larvaire}}$$

NL nouveau-nées : Nombre de larves nouveau-nées

NL mortes : Nombre de larves mortes au cours du développement.

Une graminée est dite très favorable si l'indice est élevé, elle est dite défavorable dans le cas contraire.

Plus précisément, le niveau d'action de chaque graminée diffère beaucoup :

- une graminée peut provoquer la mort de toutes les larves dès le 1er stade, permettre la survie d'une partie d'entre elles (sélection des larves les plus résistantes à ce régime), ou de toutes les larves.

- Si la survie est possible, le développement peut être complet ou incomplet. Dans le cas où le développement ne peut se faire jusqu'à l'état ailé, les larves survivantes peuvent mourir à tous les stades, y compris juste avant la mue imaginale (*Panicum p.*).

- Lorsque le développement est complet, il peut s'accomplir en 5 ou 6 stades (*Cynodon d.*). La durée de chaque stade varie aussi dans des proportions considérables selon les régimes.

On voit donc que l'indice de valeur nutritive d'une espèce végétale doit être complété par la description des modalités d'effets qui lui sont spécifiques.

Si pour des situations bien définies, il est possible de donner une appréciation quantitative de la valeur potentielle d'une graminée grâce à l'utilisation de cet indice, nous sommes obligés de rester sur un plan qualitatif lorsqu'il s'agit d'estimer d'une façon générale la valeur nutritive d'une espèce végétale, étant donné tous les facteurs

qui peuvent intervenir pour en nuancer les effets : état phénologique, organe consommé, période de l'année où cette plante est ingérée, association avec une autre plante, action différé du passé alimentaire... Toutefois, la notion générale de valeur nutritive d'une formation herbacée reste valable car elle permet d'apprécier globalement à un moment donné, l'effet sur le développement larvaire dans la nature. La validité de l'indice est justifiée par le fait que l'évolution de la mortalité et celle du temps de développement sont généralement liées, rendant ainsi peu probable l'obtention d'un même indice pour des plantes dont les effets seraient très dissemblables.

Conclusions.

Sans reprendre les conclusions détaillées données respectivement à propos de l'influence de l'alimentation sur les imagos ou sur les larves, il est important de remarquer que ces deux états ont globalement les mêmes dépendances et les mêmes affinités alimentaires.

Dans le tableau 58, nous avons représenté la valeur potentielle des graminées consommées par un imago ou par une larve en saison chaude et humide et en saison fraîche et sèche. Les espèces végétales indiquées sont classées selon trois critères :

- leur état phénologique, (jeunes feuilles, état de floraison, état de fructification, état de chaume),
- leur qualité nutritive générale pour le *Locusta m.c.*,
- leur appartenance à un type biologique vivace ou annuel, avec cycles à périodicité saisonnière, aperiodiques, ou étalés.

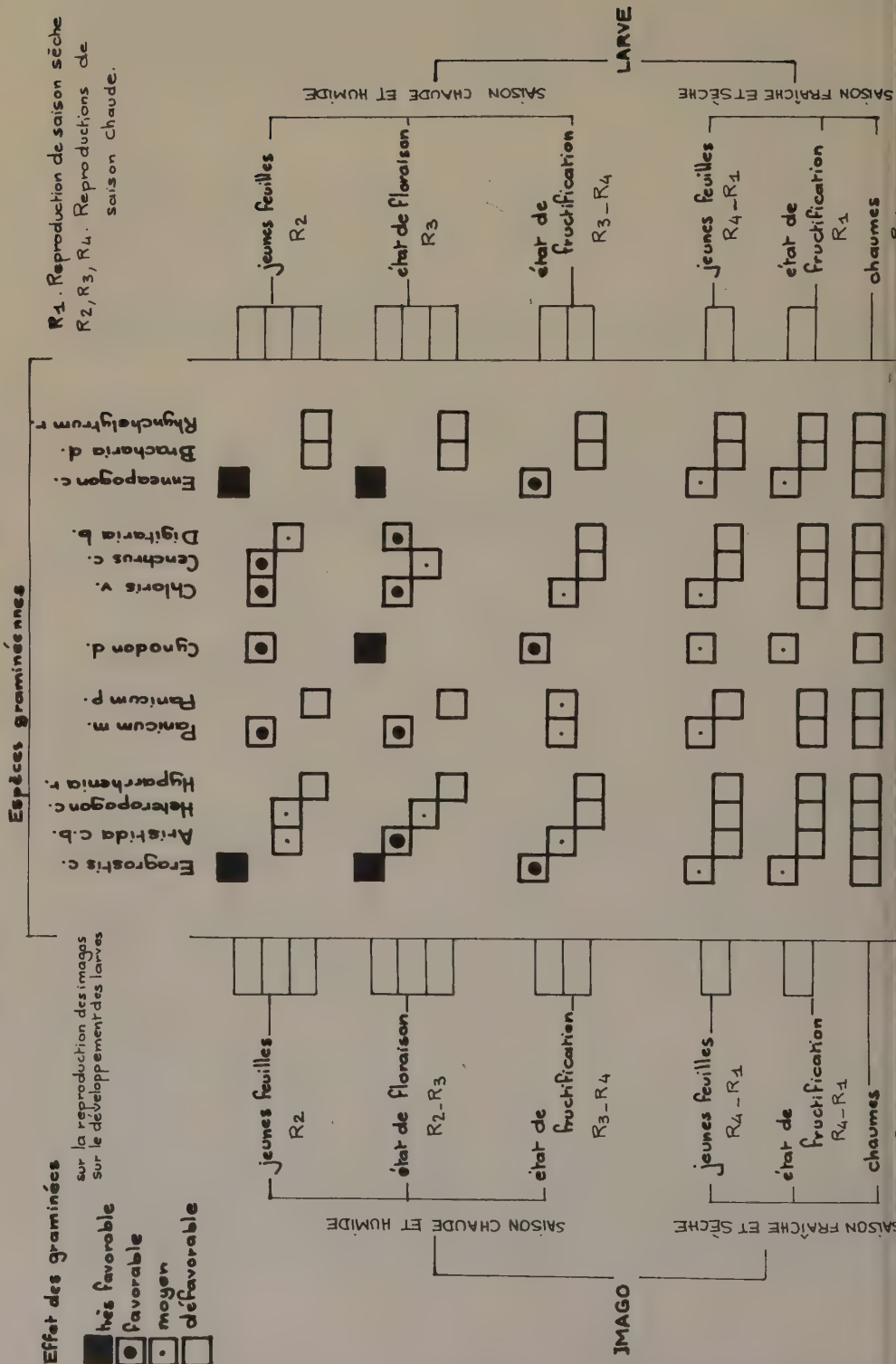
Ce schéma permet en outre de voir quelles sont les possibilités alimentaires qui s'offrent pour chaque reproduction du criquet migrateur, à l'état imaginal ou à l'état larvaire.

Trois conclusions générales concernant les effets du régime alimentaire sur les imagos et sur les larves sont à retenir :

- les espèces favorables ou défavorables au *Locusta* sont aussi bien des espèces vivaces que des espèces annuelles. L'insecte a ainsi toutes les chances de trouver une alimentation qui lui convienne quel que soit le type biologique auquel appartiennent les graminées et quelles que soient les saisons,
- les espèces les plus favorables sont les graminées de friches et de jachères, en floraison. Elles se trouvent surtout dans les milieux mésotrophes.
- les possibilités pour le *Locusta* d'exprimer les effets du facteur alimentaire sont maximales en saison chaude, minimales en saison fraîche. Elles dépendent des contraintes exercées par les autres facteurs du milieu (en particulier de la température).

Le criquet migrateur, acridien sténophage, est très sensible au facteur alimentaire qui affecte en dernière analyse tous les stades de son développement et de sa reproduction.

Tableau 58. Evolution saisonniere de l'etret des principales graminées de Madagascar sur la reproduction des imagos et le développement des larves.



ESSAI DE SYNTHESE ET CONCLUSIONS GENERALES.

L'alimentation du criquet migrateur en phase solitaire dans le Sud-Ouest de Madagascar a été étudiée dans des situations très variées, soit dans la nature, soit en cages disposées en insectarium et sur le terrain. Il en ressort que ce facteur a indiscutablement un rôle important sur la dynamique des populations naturelles, mais il reste à définir les conditions et les modalités de son intervention pour dégager son importance réelle par rapport aux autres facteurs de l'environnement.

Le rôle du facteur alimentaire dans le choix d'un biotope est mal connu. La réponse à ce problème est importante puisque le régime du criquet dépend des ressources alimentaires disponibles et qu'un choix éventuel ne peut se faire qu'à l'intérieur de celles-ci. Nous serons ainsi amenés à discuter des tolérances et des exigences alimentaires de l'acridien. L'étude simultanée des régimes des imagos et des larves d'une part, et des effets de ces régimes sur la reproduction des ailés et sur le développement des larves d'autre part, nous permettra de comparer globalement les affinités alimentaires de ces deux stades biologiques et également de savoir si une relation existe entre la valeur appétissante d'une graminée et sa valeur nourrissante. Avec les notions générales ainsi introduites, nous serons alors en mesure de montrer l'incidence du facteur alimentaire sur la vitesse de développement, la natalité, et la mortalité de l'insecte. Ses effets sont nuancés par d'autres facteurs du milieu. Parmi eux, deux facteurs essentiels (la température et la pluviométrie) sont pris comme exemples pour schématiser le système polyfactoriel dont dépend la multiplication de l'espèce. Nous concluons cet essai de synthèse en décrivant les variations temporelles et spatiales de la qualité nutritive des graminées pour le criquet migrateur, ce qui nous permettra, en fin de compte, de replacer le facteur alimentaire dans un contexte dynamique.

I. REGIME ALIMENTAIRE ET HABITAT.

A la suite de l'examen de plus de 4000 fèces, *Locusta migratoria capito* (Sauss.) en phase solitaire se révèle être strictement graminivore. Il est donc très dépendant des formations herbacées, car son régime alimentaire est de type sténophage. Il ne consomme pas non plus toutes les graminées et celles qui sont consommées doivent être turgescentes pour assurer sa croissance.

Dans la nature, on ne trouve le criquet migrateur qu'exceptionnellement dans les formations ligneuses ou arbustives même si un couvert graminéen suffisamment dense y apparaît en saison des pluies. Les effectifs présents dans de tels sites sont toujours considérablement moins nombreux que dans les steppes et les savanes au même moment. Cette observation a des conséquences importantes pour le recensement des surfaces potentiellement colonisables par cet acridien à Madagascar (DURANTON et LAUNOIS, 1972, 1973). Le rapport de la distribution spatiale des ailés avec la structure du tapis végétal a déjà été notée par de nombreux écologistes chez le criquet migrateur malgache comme chez le criquet migrateur africain. En 1934, GOLDING observe une préférence marquée de cette dernière sous-espèce pour certains habitats dans le bassin du Lac Tchad. Les étendues herbeuses secondaires succédant aux cultures (friches et jachères) sont particulièrement importantes. DAVEY (1958) met l'accent sur cette relation, car la présence de *Locusta* dans ces formations est très souvent vérifiée. Il est probable que les qualités thermo-hydriques de ces milieux sont proches de l'optimum écologique de cet insecte typiquement méso-xérophile (LAUNOIS, 1974 b), et que les qualités de moindre perméabilité et de friabilité du sol ont aussi un effet attractif sur les femelles gravides. La rudéralisation entraîne toujours une diversification du spectre graminéen. De plus, nous avons établi que les espèces végétales dominantes inféodées aux friches et aux jachères sont souvent favorables à la reproduction des imagos et au développement des larves.

Tableau 59. Comparaison du comportement alimentaire du *Locusta* et de la valeur nutritive des principales graminées du Sud-Ouest Malgache pour les imago et les larves.

	INDICE DE PRÉFÉRENCE ALIMENTAIRE		INDICE DE VALEUR NUTRITIVE	
	IMAGO	LARVE	IMAGO	LARVE
Eragrostis c.	++++	++++	++++	++++
Cynodon d.	+++	+++	++	++
Enneapogon c.	+++	+++	+++	++++
Aristida c.b.	++	++	+	++
Cenchrus c.	++	++	+	+
Heteropogon c.	++	++	+	+
Hyparrhenia r.	++	+	.	.
Oryza s.	++	++	++	++
Sorghum v.	++	++		
Zea m.	++	++	++	++
Andropogon e.	+	+		
Digitaria b.	+	++	++	++
Chloris v.	+	++		++
Panicum p.	+	+	.	.
Panicum m.	+	+		+
Tricholaena m.	+	+		
Bracharia d.	.	.		.
Loudetia f.	.	.		
Rhynchelytrum r.	.	.		.

Appréciations générales : 5. excellent +++++
 4. très bon ++++
 3. bon +++
 2. passable ++
 1. médiocre +
 .

S'il est absolument nécessaire pour le criquet migrateur de fréquenter un milieu alimentairement compatible avec sa survie, les facteurs qui le déterminent à coloniser les formations herbacées ne sont pas en rapport direct avec les valeurs appétissantes ou nourrissantes des graminées. Ce sont les caractères physionomiques et thermo-hydriques du biotope qui décident de la place qui sera occupée par les ailés. Les larves sont évidemment très dépendantes du choix des parents. Le facteur physionomique concerne l'aspect général des formations végétales (espacement entre les touffes, enchevêtrement des inflorescences...) et la densité en éléments ligneux (arbres ou arbustes). Nous avons constaté avec DURANTON (1973) que les ailés manifestent une préférence nette pour les formations herbeuses de recouvrement global variant entre 40 et 60 % selon la hauteur des graminées. Les savanes ou les steppes sont donc les plus appréciées. En comparaison, les pelouses et les prairies sont moins fréquentées. Le criquet montre par ailleurs une nette réticence à coloniser un biotope embroussaillé ou arboré. Par exemple, la densité imaginale diminue dans des savanes à *Heteropogon c.* à partir du moment où les arbres sont distants les uns des autres de moins de cinquante mètres. Elle devient nulle lorsqu'ils sont séparés de moins de vingt mètres, bien que le couvert graminéen soit le même.

Les facteurs guidant le choix initial de l'insecte pour une formation végétale donnée sont différents de ceux influençant son alimentation, mais ils coïncident en général, ce qui donne au criquet migrateur le maximum de chances de se trouver dans un milieu compatible avec ses besoins alimentaires. D'ailleurs, l'ailé a toujours la possibilité de fuir un milieu alimentairement défavorable. Nous retrouvons donc les conclusions de CLARK 1948, RICHARDS et WALOFF 1954, BERNAYS et CHAPMAN 1970 a, selon lesquelles le choix de la nourriture n'a que peu d'importance dans la détermination des habitats des criquets de Grande-Bretagne.

Pour *Locusta m.c.*, le régime alimentaire résulte de la confrontation entre les ressources du biotope qu'il occupe et ses préférences pour certaines espèces graminéennes. En général, la ou les graminées dominantes sont consommées en grande quantité car elles sont souvent appétissantes. Elles forment donc la base du régime à laquelle s'ajoutent des plantes moins communes mais suffisamment fréquentes pour que le criquet migrateur ait une chance non négligeable de les rencontrer. C'est presque toujours vis-à-vis de ce groupe de graminées que l'acridien se montre le plus sélectif. Les graminées rares ne sont pas particulièrement recherchées. Lorsqu'il se trouve dans un milieu floristiquement simple et que l'espèce la plus abondante a une qualité appétissante suffisante, le criquet migrateur peut avoir un régime presque monophage. S'il s'agit d'un milieu floristiquement complexe, le régime est plus diversifié, mais il conserve généralement des dominantes.

Ainsi, même si l'habitat n'est pas initialement choisi pour des raisons alimentaires, les facteurs agissant sur l'acridien pour l'inciter à occuper un milieu particulier lui garantissent le plus souvent des ressources alimentaires convenables. Une fois installé dans un biotope, le criquet migrateur établit son régime en manifestant un choix tant au niveau des espèces consommées, que de l'état phénologique et physiologique de celles-ci ou encore des organes particuliers de la plante.

II. VALEURS APPETISSANTES ET VALEURS NOURRISSANTES DES GRAMINEES.

Le criquet migrateur sauvage, non soumis à un jeûne prolongé, goûte un grand nombre de graminées mais ne consomme en grande quantité que certaines d'entre elles, souvent communes dans ses habitats. Celles-ci présentent donc pour lui un intérêt particulier : nous dirons qu'elles sont appétissantes dans le sens où elles incitent la prise de nourriture.

Grâce à l'ensemble des essais alimentaires réalisés dans des situations très variées, nous pouvons classer les principales graminées selon la valeur d'un indice de préférence

alimentaire gradué de 1 à 5 donnant un aperçu de la valeur appétissante optimale de chaque graminée pour l'insecte (tableau 59). 1 indique le cas d'une graminée délaissée ou refusée par l'insecte et 5 celui d'une graminée très bien consommée. Dans la nature, cet indice pourrait être défini par le rapport entre le taux de présence d'une graminée dans le régime alimentaire et la probabilité de rencontre de l'insecte avec la plante. Ce bilan est destiné à donner une idée générale du comportement alimentaire moyen des imagos et des larves. Deux remarques s'imposent :

- ce classement est valable lorsque chaque plante est à sa valeur appétissante optimale, soit fréquemment en début de saison des pluies. En saison fraîche et sèche, les différences diminuent dans le sens d'un appauvrissement général des valeurs appétissantes souvent lié à l'état phénologique.

- La valeur appétissante d'une graminée peut varier si d'autres espèces sont présentes en même temps. En général, les valeurs des graminées les plus appréciées et de celles qui sont les plus délaissées sont relativement stables quel que soit le contexte végétal. Par contre, la consommation des graminées moyennement appétissantes est très influencée par les autres possibilités offertes au criquet migrateur.

A ce niveau, il est important d'insister sur le fait que seules les tendances générales peuvent être décrites, ce qui oblige à rester sur un plan qualitatif. Les connaissances actuelles ne nous permettent pas d'aller au delà, car chaque expérience réalisée dépend d'un si grand nombre de facteurs que les données quantitatives obtenues ne sont pas généralisables.

De la même façon, nous avons classé les graminées communes du Sud-Ouest de Madagascar en fonction d'un indice de valeur nutritive. Au moment de l'étude de l'influence de l'alimentation sur la reproduction des imagos et sur le développement des larves, nous avons déjà vu que la définition de cet indice dépendait des critères utilisés en fonction de l'état biologique considéré. Ainsi, par exemple, nous avons établi successivement l'expression de la valeur nutritive d'une graminée sur la reproduction de la femelle, sur le développement des œufs et sur celui des larves. A présent, il s'agit de classer les graminées par rapport au criquet migrateur en général, sans considérer séparément chaque état biologique, ce qui est possible puisque l'effet des graminées est comparable. L'expression d'un indice global de valeur nutritive peut donc être obtenu par le rapport entre le taux de multiplication et la durée de développement d'une génération. Une graminée à haute valeur nutritive sera celle qui permet d'obtenir le plus grand nombre de descendants dans les délais les plus courts. L'appréciation de la valeur nutritive est donnée dans le tableau 59 graduée de 1 à 5, 1 représentant la graminée la plus défavorable sur un plan alimentaire et 5 la plus favorable.

Bien que basées sur des critères différents, les valeurs appétissantes et nourissantes des graminées pour les imagos et les larves peuvent être confrontées entre elles puisque les indices choisis se réfèrent à une même échelle d'appréciation.

En premier lieu, il est clair que les imagos et les larves ont sensiblement le même comportement en présence des graminées expérimentées. Les espèces appréciées par les adultes le sont aussi par les larves. Il en va de même pour les plantes peu appétissantes.

En second lieu, il s'avère que pour les deux états biologiques considérés, les graminées les plus appétissantes sont aussi les plus favorables pour l'insecte. L'imago paraît même apprécier un plus grand nombre d'espèces que celles qui lui sont réellement bénéfiques : le nombre des graminées appétissantes est plus grand que celui des graminées à haute valeur nutritive. *Hyparrhenia r.* reste un cas particulier, car si cette graminée est bien consommée lorsque le criquet migrateur ne dispose pas d'autres plantes, elle ne permet pratiquement pas le fonctionnement ovarien, et de ce point de vue, devrait être considérée comme défavorable. Toutefois, elle assure la survie des individus, et donc leur accorde des chances pour se nourrir d'autres graminées

plus favorables. Son importance écologique réelle ne doit cependant pas être surestimée car le criquet migrateur est un acridien méso-xérophile. Il a donc peu de chances de se nourrir exclusivement de cette graminée hygrophile.

Il est frappant de constater que les graminées se trouvant dans les sites de ponte (friches et jachères), sont les plus appétissantes pour les ailés, les plus favorables au fonctionnement ovarien, à la viabilité des œufs et au développement larvaire. Cette suite de coïncidences traduit bien l'adaptation de l'acridien aux pratiques culturales traditionnelles, puisqu'il trouve dans les champs abandonnés le plus grand nombre de circonstances favorables pour assurer sa pérennité.

III. INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS.

Le facteur alimentaire agit sur la vitesse de développement, la natalité, la mortalité et dans une certaine mesure la dispersion. Son rôle sur la dynamique des populations sera décrit d'abord d'après les expériences réalisées en élevage où l'effet de ce facteur a été particulièrement étudié, ensuite dans la nature pour situer son niveau d'intervention par rapport à d'autres facteurs du milieu comme la température et la pluviométrie.

D'après les expériences réalisées en cages disposées sur le terrain et en insectarium, nous pouvons donner une évaluation des variations possibles du développement sous l'effet du facteur alimentaire.

Chez les imagos, le délai de ponte varie de 1 à 5 en fonction du régime (durée minimale dans les conditions les plus favorables : 10 jours). La durée du développement larvaire varie de 1 à 10 (durée minimale : 20 jours). Il n'y a pas d'effet sensible de l'alimentation des parents sur la durée d'incubation des œufs (durée minimale : 10 jours).

La fécondité totale des femelles est très influencée par le facteur alimentaire. Elle varie de 1 à 10 et même parfois de 1 à 100. Dans nos conditions d'élevage, une reproductrice peut produire jusqu'à 400 œufs. Inversement, toutes les femelles peuvent survivre longtemps sans pondre.

La proportion d'imagos participant à la ponte varie de 1 à 10. La survie des larves change communément de 1 à 10, parfois de 1 à 100 ; et celle des œufs de 1 à 2 seulement.

Il faut ajouter que chaque graminée a un effet spécifique sur le déroulement du cycle du criquet migrateur. Très souvent, l'effet d'une graminée est favorable (effets immédiats ou effets transmis) ou défavorable pour tous les stades, ce qui justifie la notion de valeur moyenne d'une graminée pour l'insecte.

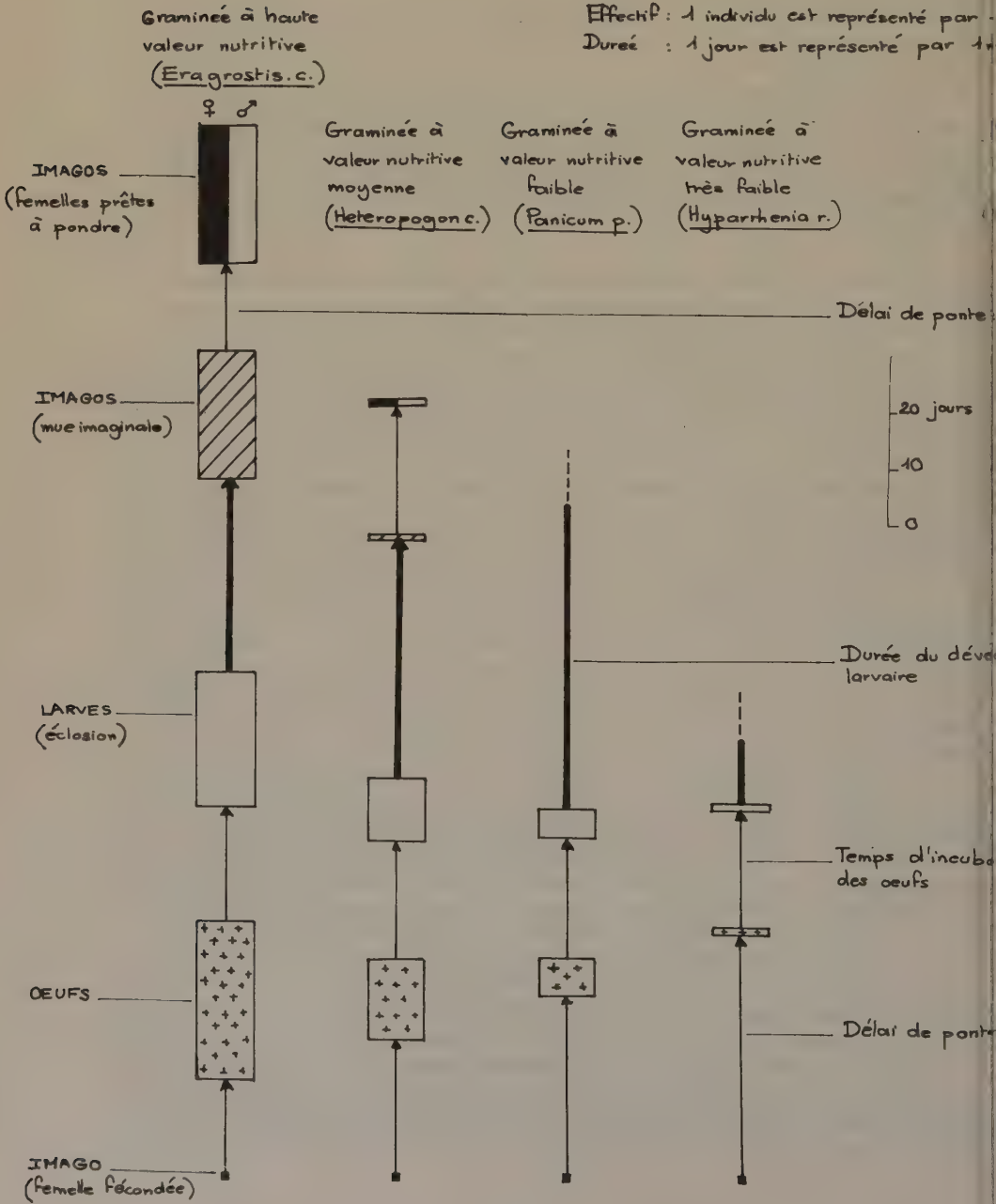
L'influence de l'alimentation sur la dispersion de *Locusta m.c.* paraît être suivant indirecte. Lorsque la valeur appétissante d'une graminée n'est pas ou n'est plus convenable, le criquet refuse de s'alimenter ou diminue sa consommation, ce qui l'amène à un état de jeûne au moins partiel. Il devient alors très excitable et beaucoup plus sensible aux facteurs déclenchant l'envol qu'en période d'alimentation normale.

Un exemple des effets cumulés du régime alimentaire sur une génération complète est donnée dans la figure 26 pour 4 types de graminées :

- graminée à haute valeur nutritive : *Eragrostis c.*
- graminée à valeur nutritive moyenne : *Heteropogon c.*
- graminée à valeur nutritive faible : *Panicum p.*
- graminée à valeur nutritive très faible : *Hyparrhenia r.*

La comparaison est faite en saison chaude et humide, au moment où les différences de valeur nutritive sont les plus fortes. Les variations sont considérables quand il s'agit de régimes simples. Lorsque 2 graminées sont consommées pendant la vie imaginale, les effets sont souvent proches de la graminée la plus attaquée. Le mélange

Figure 26. Effet du régime alimentaire sur le taux de multiplication et la durée de développement du criquet migrateur élevé en insectarium (saison chaude et humide).



est rarement défavorable. Par contre, il arrive qu'il ait des effets synergiques surtout dans les combinaisons des graminées de friches et de jachères (*Eragrostis c.*, *Enneapogon c.* et *Digitaria b.*).

De ces essais, nous déduisons que les effets des régimes naturels pourraient se rapprocher généralement de ceux des graminées dominantes du régime alimentaire, ce qui explique comment, par expérience, nous pouvons estimer la production des œufs en considérant l'état moyen de la végétation à un moment donné.

L'évolution saisonnière de la valeur nutritive des graminées dépend à la fois des caractéristiques intrinsèques de la végétation (variations plus ou moins cycliques de l'aptitude à répondre aux facteurs abiotiques) et des facteurs écologiques primordiaux comme la température et la pluviométrie dont LAUNOIS (1974 b) a souligné le rôle essentiel sur la dynamique des populations naturelles du criquet migrateur à Madagascar.

Il est impossible de dissocier l'effet du facteur alimentaire de celui des autres facteurs car l'acridien n'est pas sensible sélectivement à l'un d'entre eux, mais à leur importance relative au sein du système polyfactoriel constituant son environnement. La végétation intègre l'action des facteurs réalisés, et très souvent, son aptitude à répondre à toutes modifications de l'environnement dépend des conditions qu'elle a subi dans le passé. On peut cependant donner un aperçu de la place du facteur alimentaire par rapport aux facteurs thermique et pluviométrique à différentes périodes de l'année :

- début de saison chaude et humide (N.D.)
- acmé de la saison chaude et humide (J.F.)
- fin de la saison chaude et humide (M)
- début de la saison fraîche et sèche (A.M.)
- saison fraîche et sèche (J.J.A.)
- saison chaude et sèche (S.O.)

Dans le tableau 60, nous avons représenté le facteur thermique et le facteur hydrique par rapport aux valeurs qui sont considérées actuellement comme optimales (optimum thermique : à partir de 25°C mesuré sous abri, optimum pluviométrique : 50 à 150 mm d'eau par mois). Cette référence permet de juger si les conditions thermohydriques sont favorables ou non au développement du criquet migrateur aux différentes saisons. Pour établir l'importance du facteur alimentaire, il faut aussi tenir compte de l'évolution temporelle des possibilités de réponse de la végétation aux facteurs du milieu. A la suite de nos études réalisées dans des conditions aussi variées que possible, nous avons dégagé les tendances évolutives générales de la valeur nutritive des graminées représentée ici par un indice gradué de 0 à 5. Zéro indique la valeur alimentaire du tapis herbacé la plus basse qui puisse être réalisée dans la nature et 5 la plus élevée. L'effet conjugué des 3 facteurs considérés sur la vitesse et le taux de survie du criquet migrateur est décrit sur un plan qualitatif à partir d'un indice gradué également de 0 à 5. Ces indications sont fondées sur notre propre expérience et celle d'autres auteurs (DURANTON 1974 b, LAUNOIS 1974 b, LECOQ 1974).

Par exemple, si nous comparons les situations en début de saison chaude et humide et en début de saison fraîche et sèche, nous voyons que dans le premier cas, la température et la pluviométrie sont optimales. Le facteur alimentaire, par suite de la reprise de la végétation en début de cycle biologique, est très favorable aussi au criquet migrateur. Dans ces conditions, la vitesse de développement est la plus rapide qui puisse se réaliser dans la nature. Le taux de survie est excellent grâce à la bonne qualité de l'alimentation. Il est cependant très inférieur au potentiel biologique, car de nombreuses causes de mortalité subsistent : prédatisme, parasitisme, maladies... Dans le second cas, la température moyenne reste encore compatible avec le développement, mais elle commence à devenir un facteur limitant. La pluviométrie est insuffisante et par conséquent, la végétation susceptible d'être consommée se dessèche. De plus, les graminées sont parvenues à l'état de fructification ou de chaume,

Tableau 60. Importance relative de l'alimentation pour le criquet migrateur (vitesse de développement, taux de survie) par rapport aux autres facteurs écologiques (température, précipitations).

	FACTEUR THERMIQUE température moyenne mensuelle sous abri	FACTEUR HYDRIQUE précipitations mensuelles	FACTEUR ALIMENTAIRE Indice: 0 à 5		VITESSE DE DÉVELOPPEMENT Indice: 0 à 5	TAUX DE SURVIE Indice: 0 à 5
début de saison chaude et humide	>25°C	50-150 mm/mois	5	→	5	5
acmé de saison chaude et humide	>25°C	>50-150 mm/mois	4	→	5	3
fin de saison chaude et humide	>25°C	50-150 mm/mois	3	→	4	2
début de saison fraîche et sèche	20 à 25°C	<50 mm/mois	1	→	2	0
saison fraîche et sèche	<20°C	≪≪ 50 mm/mois	2	→	1	1
saison chaude et sèche	25°C	≪≪ 50 mm/mois	3	→	3	1

tous deux peu favorables à l'insecte. Dans ces conditions, la valeur nutritive du tapis herbacé est très faible. La vitesse du développement est fortement ralentie à cause de l'abaissement de la température. Son action est renforcée par l'effet de la sécheresse et la qualité médiocre de l'alimentation. Le taux de survie diminue considérablement. Il atteint sa valeur la plus faible, car non seulement les trois facteurs considérés agissent simultanément dans un sens défavorable, mais encore l'acridien, ayant eu un passé dans de meilleures conditions, n'est pas préparé à subir un changement brutal des conditions de milieu. Ce quatrième facteur d'ordre biologique aggrave les effets des trois autres.

IV. VARIATIONS TEMPORELLES ET SPATIALES DE LA QUALITE DES GRAMINEES POUR LE CRIQUET MIGRATEUR

Comme nous l'avons vu, la valeur nutritive d'un tapis herbacé dépend non seulement des espèces présentes mais aussi de leur état phénologique. Or, celui-ci varie saisonnièrement selon un schéma général que l'on peut décrire dans le Sud-Ouest de Madagascar et, pour une année climatologiquement moyenne, de la façon suivante :

- en début de saison des pluies (novembre et décembre), la valeur nutritive des graminées pour le criquet migrateur augmente très vite,
- à l'acmé de la saison chaude et humide (janvier et février), un palier est atteint. Il est plus ou moins élevé selon la composition floristique et le régime alimentaire du criquet migrateur,
- en fin de saison pluvieuse (mars), on observe une baisse de la valeur nutritive en rapport avec l'évolution phénologique. Chaque pluie améliore sensiblement la qualité de l'alimentation, mais pendant peu de temps,
- en début de saison sèche (avril et mai), la végétation présente la valeur nutritive la plus faible de l'année,
- en saison fraîche (juin, juillet, août), elle augmente légèrement s'il y a quelques pluies,
- en début de saison chaude (septembre, octobre), la qualité de l'alimentation s'améliore mais elle reste malgré tout moyenne. Chaque pluie est suivie d'une augmentation presque immédiate de la valeur alimentaire des graminées.

Dans le Sud et le Sud-Ouest de l'île, LAUNOIS (1974 b) distingue trois aires écologiquement complémentaires pour le criquet migrateur (représentée sur la carte en annexe II) :

- l'aire de multiplication initiale,
- l'aire transitoire de multiplication,
- l'aire de densation.

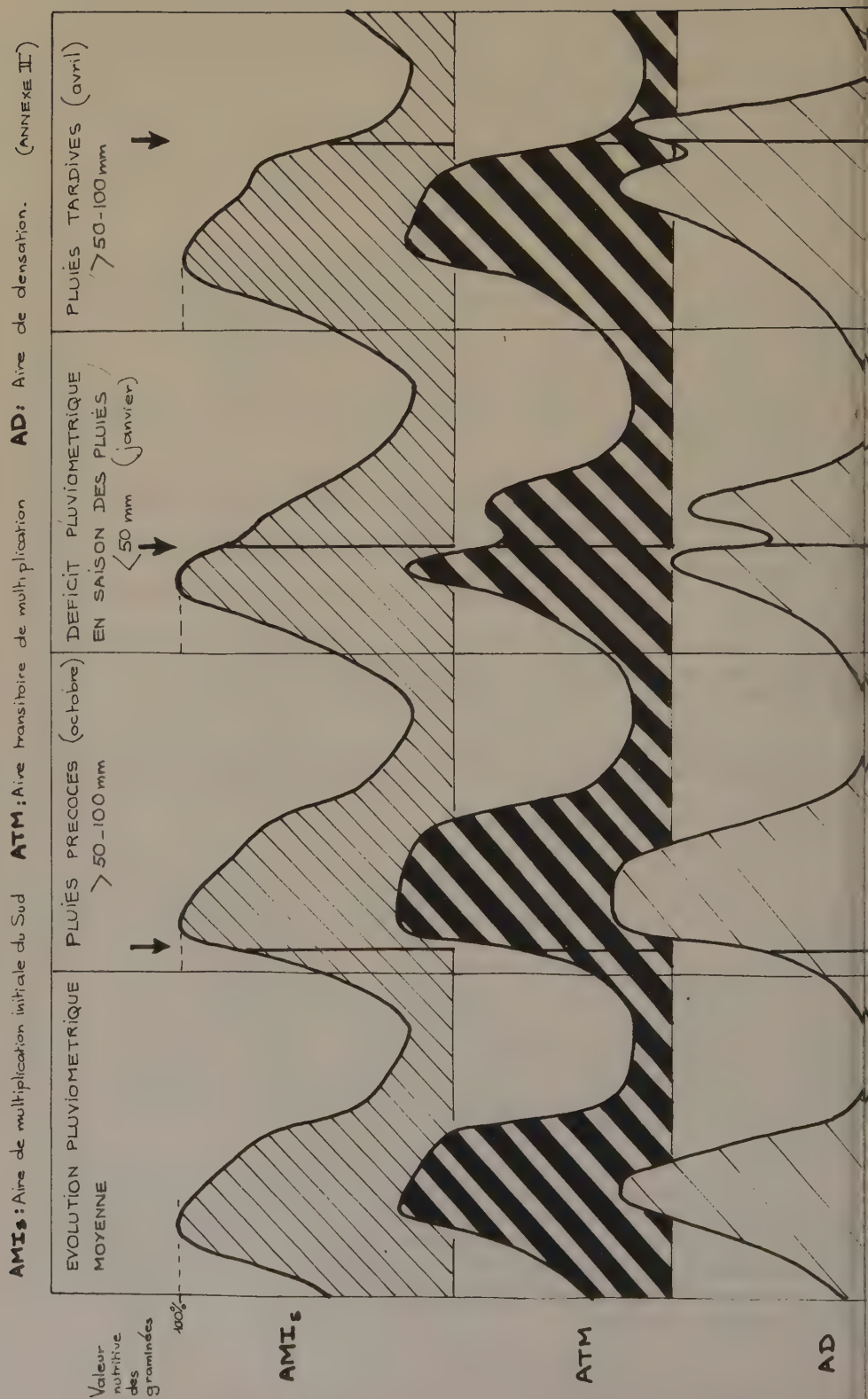
Chaque aire correspond à un ensemble de régions naturelles pour lesquelles DURANTON (1974 a et b) donne les caractéristiques fondamentales des cycles biologiques des graminées :

- « Dans l'aire de multiplication initiale, le cycle est saisonnier, régulier, climatiquement dépendant, et à phase active précoce (début en décembre),
- Dans l'aire transitoire de multiplication, le cycle est saisonnier, mais moins régulier, car modulé par les conditions météorologiques. La phase d'activité est plus courte et plus tardive (début en janvier),
- Dans l'aire de densation, le caractère saisonnier du cycle disparaît et le développement de la végétation devient étroitement dépendant des conditions pluviométriques. »

La confrontation de ces études écologiques avec les nôtres nous conduit à représenter schématiquement l'évolution annuelle moyenne de la valeur nutritive des graminées consommées par le criquet migrateur. Les variations possibles sont décrites dans trois situations pluviométriquement bien contrastées :

- pluies précoces : optimum pluviométrique (LAUNOIS 1974 b) 50 à 100 - 150 mm réalisé en octobre,

Figure 27. Schéma de l'évolution moyenne de la valeur nutritive des graminées dans trois aires acridiennes du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar et en fonction de quatre situations pluviométriques différentes.



- déficit pluviométrique en saison des pluies avec un bilan d'eau mensuel équivalent à la moitié de l'optimum pluviométrique (en janvier par exemple),
- pluies tardives amenant la réalisation de l'optimum pluviométrique de développement et de croissance du criquet migrateur en avril.

La figure 27 montre l'évolution de la valeur nutritive des graminées dans ces différentes combinaisons pluviométriques pour chacune des aires acridiennes déjà signalés. La qualité de l'alimentation pour le criquet migrateur varie de 0 à 100, 0 indiquant la valeur la plus faible et 100, la valeur la plus élevée. Il n'est pas fait mention des différences absolues de valeurs nutritives entre ces trois ensembles de régions naturelles car les variations à l'intérieur de chacune de ces aires sont très importantes sur un plan régional.

Au cours d'une année pluviométriquement moyenne, la première amélioration de la qualité de la végétation est observée dans l'aire de multiplication initiale en novembre. La valeur nutritive des graminées est maximale en décembre dans l'aire transitoire de multiplication et en janvier dans l'aire de densation. Pendant la saison des pluies, la qualité de l'alimentation évolue différemment dans les trois aires. Dans l'aire de multiplication initiale, elle diminue à cause de l'évolution phénologique des graminées bien qu'en mars, les pluies soient encore suffisantes pour réaliser l'optimum pluviométrique. Dans l'aire transitoire de multiplication, la baisse de valeur nutritive est en rapport d'abord avec l'état phénologique des graminées, puis avec le dessèchement des plantes résultant de l'arrêt des pluies au mois de mars. Sur l'aire de densation, bien que le cycle biologique des espèces végétales soit très court, la principale cause de la diminution de la valeur nutritive des phytocénoses est l'arrêt précoce des pluies. Au début de la saison sèche, la valeur nutritive des graminées est faible, elle est relativement plus forte dans l'aire de multiplication initiale grâce à la présence d'espèces pérennes garantissant une meilleure survie pour le *Locusta m.c.* La valeur la plus faible est réalisée en saison sèche sur l'aire de densation, l'aire transitoire de multiplication présentant une situation intermédiaire. En fin de saison sèche, la valeur de la végétation augmente progressivement à mesure que la température s'élève. A cette époque de l'année, les feux de brousse sont fréquents, et dans les trois aires, la moindre pluie entraîne une amélioration considérable et rapide de la valeur alimentaire du tapis graminéen en cours de reconstitution. L'importance des formations rudérales de l'aire transitoire de multiplication, et par suite la qualité de l'alimentation en saison des pluies, nous fait considérer cette «aire-relai» comme un véritable tremplin de multiplication des effectifs en saison des pluies.

Lorsque les pluies sont précoces, la vitesse d'accroissement de la valeur nutritive des graminées est pratiquement la même dans les trois aires car la végétation est très sensible, en septembre et en octobre, à tout apport en eau. Ce facteur est alors le seul réellement limitant. Dans l'aire de multiplication initiale, la valeur nutritive diminue à partir de décembre à peu près selon les mêmes modalités que pendant une année normale. Le cycle biologique des graminées, une fois déclenché, s'accomplit jusqu'au bout et l'état de fructification se généralise. Le criquet migrateur consomme alors des graminées de moins en moins favorables à son développement. Dans l'aire transitoire de multiplication, la valeur nutritive de la végétation se maintient plus longtemps car les graminées annuelles et pérennes coexistent et le déterminisme moins strict de leur cycle biologique permet un meilleur bilan alimentaire. Dans l'aire de densation, la valeur nutritive des graminées pour le criquet migrateur persiste en saison chaude tant que durent les pluies. Certaines espèces augmentent leur production primaire dans des proportions remarquables : en 1960 - 1961, lors du dernier départ d'invasion acridienne, le *Cenchrus c.* de la plaine de Lavanono a atteint uniformément 1 mètre de haut alors que d'habitude, il ne dépasse guère 20 à 30 cm. Le déclenchement de la grégariation a lieu sur cette aire si l'optimum pluviométrique du criquet migrateur se maintient au moins 3 mois consécutifs (LAUNOIS 1974 b). Il est donc essentiel pour

l'insecte de trouver une végétation dont la valeur alimentaire dure tant que les pluies efficaces persistent. Dans les 3 aires du Sud-Ouest de l'Ile, l'apparition de pluies précoces n'influe pas sur l'évolution ultérieure de la valeur nutritive des graminées en fin de saison des pluies et en saison sèche, si la répartition des précipitations redevient normale.

Lorsqu'un déficit pluviométrique sévère se réalise en janvier, au milieu de la saison des pluies habituelle, l'aire de multiplication initiale est la moins touchée. On observe une baisse plus précoce de la valeur nutritive des graminées qui est seulement l'accentuation d'un phénomène apparaissant normalement un peu plus tard. Si les mois de février et mars sont pluvieux, la restauration de la valeur alimentaire du tapis végétal est très faible car le cycle biologique est irréversible. Le facteur sécheresse est le plus durement ressenti sur l'aire transitoire de multiplication, mais une récupération partielle de la valeur alimentaire est possible en fin de saison des pluies grâce aux capacités de réponse restées encore importantes surtout chez certaines graminées rudérales. Dans l'aire de densation, l'effet de la sécheresse de janvier est plus sévère qu'ailleurs et momentanément, la valeur nutritive des graminées diminue considérablement. Mais en février, un nouvel accroissement de la valeur nutritive est tout à fait réalisable si les pluies sont normales. Les espèces végétales de cette aire, à cycles biologiques courts, sont sélectionnées naturellement pour exploiter toute pluie, même faible. L'irrégularité pluviométrique interannuelle est une des principales caractéristiques de cette aire. Un mois après la période sèche, on atteint donc un niveau presque équivalent à celui observé au début de la saison des pluies. L'évolution en saison sèche dans les 3 aires n'est pas influencée sensiblement par les événements phyto-phénologiques de la saison des pluies.

Les répercussions d'une pluviométrie tardive sur l'évolution de la valeur nutritive des graminées sont très différentes selon les ensembles de régions naturelles. Sur l'aire de multiplication initiale, les pluies tardives sont suivies d'une augmentation légère et peu durable de la qualité de l'alimentation par suite des faibles capacités de réponse de la végétation de cette aire en fin de cycle. Dans l'aire transitoire de multiplication, l'effet est plus sensible. Sur l'aire de densation, les pluies d'avril se révèlent les plus efficaces. On observe très rapidement, même si la température diminue, une augmentation importante de la valeur nutritive des graminées. Cette aire est la plus apte à tirer partie des pluies exceptionnellement fortes. Le sol de nature sableuse évite tout risque de destruction des œufs par excès d'humidité, en revanche, il aggrave les effets de la sécheresse.

L'alimentation est donc réellement un facteur écologique important pour la dynamique des populations du criquet migrateur à Madagascar. Le régime alimentaire des ailés et des larves et la valeur nutritive des graminées consommées, varient beaucoup dans le temps et dans l'espace, entraînant des répercussions aussi bien sur la vitesse de développement, le taux de croissance que la mortalité. Toutefois, ce facteur n'est qu'un élément du système polyfactoriel agissant sur l'insecte, utile à la compréhension des pullulations saisonnières. On peut cependant espérer qu'il servira à préciser la définition de l'optimum écologique de l'espèce, car l'alimentation est un intermédiaire essentiel entre les facteurs abiotiques et le criquet migrateur.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRIANASOLO J.A. — 1972 — Evolution des populations de *Gastrimargus africanus* Sauss. et *Cyrtacanthacris tatarica tatarica* Linn. sur le plateau de Betioky (Madagascar). Annales de Zoologie — Ecologie animale. N° Hors Série, 159 - 188.
- ANDERSON N.L. — 1964 — Observations on some grasshoppers of the Rukwa Valley. Tanganyika. Bibliothèque OICMA Mali.
- BECK S.D. — 1965 — Resistance of plants to insects. Ann. Rev. Entom, **10**, 207 - 232.
- BERNAYS E.A. and CHAPMAN R.F. — 1974 a — Food selection by *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Orthoptera : Acrididea) in the field. J. Anim. Ecol. **39**, 383 - 394.
- BERNAYS E.A. and CHAPMAN R.F. — 1970 b — Experiments to determine the basis of food selection by *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Orthoptera : Acrididae) in the field. J. Anim. Ecol. **39**, 761 - 776.
- BIGOT (1966) in DAJOZ R. — 1970 —
- BOSSER J. — 1969 — Graminées de pâturages et des cultures à Madagascar. Mémoire ORSTOM. N° 35.
- BRENIERE J., JOVER H. et MALMANN R. de — 1949 — Sur la nutrition de quelques Orthoptères. Rev. Pathol. Veg. Agric. Fr. **28**, 134 - 140.
- CHAUVIN R. et MENTZER C. — 1951 — Contribution à l'étude des substances naturelles et de synthèse répulsives pour les acridiens. Bull. off. nation. antiacridien. **1**, 5 - 14.
- CHERMEZON H. — 1937 — Flore de Madagascar. 29ème famille. Cypéracées. Imprimerie officielle de Tananarive.
- CHEU S.P. — 1952 — Changes in the fat and protein content of the African Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides*. (R. et F.). Bull. Ent. Res. **43**, 101 - 9.
- CLARK E.J. — 1948 — Studies on the ecology of british grasshoppers. Trans. R. Ent. Soc. London. **99**, 173 - 222.
- DAJOZ R. — 1970 — Précis d'écologie. Dunod Editeur.
- DAVEY P.M. — 1954 — Quantities of food eaten by the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in relation to growth. Bull. Entomol. Res. **45**, 539 - 531.
- DAVEY J.T. — 1958 — The African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* Rch. et Frm., Orth.) in the Central Niger Delta. Part one : Climate and Vegetation. Locusta N° 5.
- DESCAMPS M. — 1953 — Observations relatives au criquet migrateur africain et à quelques autres espèces d'Acrididae du Nord Cameroun. L'Agronomie Tropicale, **8**, 567 - 613.

DESCAMPS M. — 1961 a — Comportement du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger. Région de Niafunké. *Locusta* N° 8.

DESCAMPS M. — 1961 b. Note sur le comportement dans les conditions naturelle des larves solitaires de *Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F. *Rev. Path. Veg. Ent. Agr. Fr.* 40 (3). 145 - 186.

DESCAMPS M. — 1962 — Etude écologique du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F.) en 1938 dans la partie méridionale de son aire de grégarisation sur le Niger (Vallée inférieure du Bani). *Rev. Path. Vég. Ent. Agr. Fr.* 41, 131 - 297.

DESCAMPS M. — 1973 — Rapport de visite d'expert conseil à Madagascar. 15 mars - 15 avril 1973. PNUD (FS) MML/BIO/7.

DETHIER V.G. — 1953 — Host plant perception in phytophagous insects. *Trans. IX int. Congres Ent.* 2, 81 - 89 - 9ème.

DUHART A.J. — 1951 — Contribution à l'étude du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioïdes* Reich. et Farm.) dans son aire grégarigène du Niger au Soudan Français. Thèse pour le Principalat.

DURANTON J.F. — 1972 a — Etude phytosociologique de deux types de stations à *Locusta migratoria capito* Sauss. du Sud-Ouest malgache. *Ann. Zool. Ecol. an.* N° hors série. 15 - 54.

DURANTON J.F. — 1972 b — Présentation des principaux résultats obtenus en écobotanique à la mi-projet 1971 - 1972. Rapport PNUD/FAO. MAG.70.523. inédit.

DURANTON J.F. — 1973 — Les ensembles écologiques du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar en relation avec le criquet migrateur. Rapport PNUD/FAO. MAG.70.523. En cours de publication.

DURANTON J.F. — 1974 a — Recherches phytophénologiques dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. En préparation.

DURANTON J.F. — 1974 b — Recherches phytosociologiques dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. Thèse de Doctorat d'Etat. En cours de publication.

DURANTON J.F. et LAUNOIS M. — 1972 — Etude des potentialités de distribution du criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest de l'Ile en fonction des régions naturelles. Rapport du Projet PNUD/FAO. MAG.70.523. inédit.

DURANTON J.F. et LAUNOIS M. — 1973 — Recensement des surfaces colonisables par le criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) dans le Sud-Ouest et le Sud de Madagascar, en cours de préparation. Tableaux résumés dans le rapport final du Projet PNUD/FAO. MAG.70.523. Publication FAO.

FARROW R. — 1970 — The african Migratory Locust in its main outbreak area on the Middle Niger. Quantitative studies of solitarious population in relation to environmental factors. COPR. Thesis for Ph. D. degree., Univ. of Reading. Publication partielle 1972.

FORST (1954) in DAJOZ R. — 1970 —

FRAPPA C. — 1948 — Les Acridiens et la lutte Antiacridienne. Bull. Agric. Madagascar et Dépendances.

GANGWERE S.K. — 1960 — Notes on drinking and the need of water in Orthoptera. Canad. Entomol. **92**, 911 - 915.

GANGWERE S.K. — 1961 — A monograph on food selection in Orthoptera. Trans. Amer. Entomol. Soc. June and septem. **87**, N°2 - 3.

GOLDING F.D. — 1934 — On the Ecology of Acrididae near Lake Chad. Bull. Entomol. Res. vol. XXV. Part. 2.

HUMMELEN P. et GILLON Y. — 1968 — Etude de la nourriture des acridiens de la savane de Lamto en Côte d'Ivoire. Annales de l'Université d'Abidjan. Série E. Fascicule 2.

HURPIN B. — 1962 — Alimentation, développement et fécondité chez les insectes. Ann. Nutr. Alim. **16**, A. 153 - A. 200.

ISELY F.B. — 1944 — Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers. Ann. Entomol. Soc. Amer. **37**, 47 - 66.

JERMY T. — 1966 — Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. Ent. exp. et appl. **9**, 1 - 12.

JACOBSON M. — 1966 — Chemical insects attractants and repellents. Ann. Rev. Entomol. **11**, 403 - 422.

JELENC F. — 1950 — Anatomie de la tige et de la feuille des *Aristida* de l'Afrique du Nord. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc (DES).

JOHANSSON A.S. — 1964 — Feeding and nutrition in reproductive processes in insects. Symp. Roy. Entomol. Soc. London. **2**, 43 - 55.

JOURDHEUIL P. — 1963 — L'appétence chez les insectes. Ann. Nutrit. Aliment. **17**, 283 - 304.

KENNEDY J.S. — 1965 — Mechanisms of host plant selection. Ann. Appl. Biol. **56**, 317 - 322.

KOZHANCHIKOV I.V. — 1950 — Fundamental features of food specialisation in the Asiatic Locust (in russian). Izv. Akad. Nauk SSSR (Biol.) **4**, 73 - 86.

LAUNOIS M. — 1972 — Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* Sauss. dans la nature. Ann. Zool. Ecol. anim. N° hors série. 56 - 116.

LAUNOIS M. — 1974 a — Modification du nombre d'ovarioles et de tubes séminifères de la descendance du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) par effet de groupement d'adultes solitaires issus de populations naturelles. C.R. Acad. Sc. Paris t.278 (10 juin 1974) Série D. 3139.

LAUNOIS M. — 1974 b — Influence du facteur pluviométrique sur l'évolution saisonnière du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) en phase solitaire et sur sa grégarisation à Madagascar. Thèse de Doctorat d'Etat publiée avec le concours du Fonds d'Aide et de Coopération.

LAUNOIS M. — 1974 c — Méthodes d'échantillonnage des populations larvaires *Locusta migratoria capito* (Sauss.) dans la nature. En préparation.

LAUNOIS M. et LECOQ M. — 1974 — Influence de la gravidité et du jeûne sur l'activité locomotrice du criquet migrateur malgache (phase solitaire) dans la nature C.R. acad. Sc. Paris. (8 juin 1974) Série D.

LAUNOIS-LUONG M.H. — 1972 a — Influence du conditionnement imaginal sur la reproduction du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) en insectarium dans le Sud-Ouest malgache. Ann. Zool. Ecol. Anim. N° hors série. 117 - 158.

LAUNOIS-LUONG M.H. — 1972 b — L'alimentation du criquet migrateur dans le Sud-Ouest malgache (Première partie). PNUD (FS) MML/BIO/4.

LAUNOIS-LUONG M.H. — 1973 a — Etudes biologiques. Rapport de fin de mission. PNUD (FS) MML/BIO/6.

LAUNOIS-LUONG M.H. — 1973 b — Méthodes d'étude du régime alimentaire du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) dans la nature. Réunion CNRA du 7 décembre 1973.

LAUNOIS-LUONG M.H. — 1974 — L'alimentation du criquet migrateur dans le Sud-Ouest malgache (Deuxième partie). PNUD (FS) MML/BIO/12.

LAUNOIS M.H., DURANTON J.F., LAUNOIS M. et LECOQ M. — 1974 — Les voies privilégiées de déplacement du criquet migrateur malgache dans le Sud et le Sud-Ouest de l'île. En cours de publication.

LE BERRE J.R. — 1953 — Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur des landes (*Locusta migratoria gallica* Rem.). Bull. Biol. Fr. et de Belg. Fasc. 3.

LE BERRE J.R. — 1958 — Caractères biologiques des *Locusta* de la faune de France et étude d'un exemple de diapause embryonnaire. Thèse de Doctorat d'Etat. INRA.

LE BERRE J.R. — 1963 — Examen critique des méthodes d'étude de l'alimentation chez les insectes. Ann. Nutrit. Aliment. 17, 249 - 282.

LE BERRE J.R. — 1973 a — Rapport de visite d'expert conseil à Madagascar. FAO/PNUD (FS) MML/BIO/2.

LE BERRE J.R. — 1973 b — Physiologie de la vie de nutrition. Cours d'enseignement. Laboratoire d'Entomologie de l'insecte. Orsay.

LECOQ M. — 1974 — Les déplacements par vol du criquet migrateur malgache en phase solitaire. Leur importance sur la dynamique des populations et la grégarisation. Thèse de Doctorat d'Etat. En cours de publication.

LEFEUVRE J. et Coll. — 1973 — Identification des spicules siliceux et des stomates. Réunion CNRA du 7 décembre 1973.

LOUVEAUX A. — 1972 — Action des facteurs climatiques sur le développement de *Locusta migratoria capito* (Sauss.) à Madagascar sur le plateau de l'Horombe. Ann. Zool. Ecol. Anim. N° hors série. 189 - 224.

METCALFE C.R. — 1960 — Anatomy of the Monocotyledons. I Graminae. Oxford. University press.

MICHEL R. — 1973 — Rôle des organes céphaliques dans l'enchaînement séquentiel du comportement alimentaire du criquet pélerin *Schistocerca gregaria*. Ann. Nutrit. Aliment. CNRS vol. 27, n° 3

MULKERN G.B. — 1967 — Food selection by grasshoppers. Ann. Rev. Entomol. 12, 59 - 78.

MULKERN G.B. — 1969 — Behavioural influences on food selection in grasshoppers (Orthoptera : Acrididae). Ent. Expl. and Appl. 12, 509 - 523.

MULKERN G.B., ANDERSON and BRUSVEN M.A. — 1962 — Biology and ecology of North Dakota grasshoppers. Food habits and preferences of grasshoppers associates with alfalfa fields. Rep. N. Dak. Agric. Exp. Stn. 7, 1 - 26.

MULKERN G.B., TOCKZEK D.R. and BRUSVEN M.A. — 1964 — Biology and ecology of North Dakota grasshoppers. II. Food habits and preference of grasshoppers associates with the Sand Hills Prairie. Rep. N. Dak. Agric. Exp. Stn. 11, 1 - 59.

NORRIS M.J. — 1950 — Reproduction in the African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. and F.) in relation to density and phase. Anti-Locust Bull. n° 6, 48 pp.

NORRIS M.J. — 1954 — Sexual maturation in the desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) with special reference to the effects of grouping. Anti-Locust Bull. n° 18, 44 pp.

NORRIS M.J. — 1957 — Factors affecting the rate of sexual maturation of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) in the laboratory. Anti-locust Bull. n° 28, 26 pp.

NORRIS M.J. — 1959 — Reproduction of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* Serville) in the laboratory. Anti-locust Bull. n° 36, 46 pp.

NORRIS M.J. — 1961 — Group effects on feeding in adult males of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in relation to sexual maturation. Bull. Ent. Res. 51, 731 - 53.

OHABUIKE J.E. — 1974 — Influence de différents aliments graminéens sur la résorption ovocytaire du criquet migrateur africain. Rapport interne du Projet RAF 69/146. PNUD. FAO. OICMA.

PAPILLON-TCHELEBI M. — 1962 — Interaction du groupement, de l'alimentation et d'un facteur saisonnier sur *Schistocerca gregaria* (Forsk.). Physiologie, Comportement et Ecologie des Acridiens en rapport avec les phases. CNRS. Paris. 37 - 61.

PETAVY G. — 1964 — Etude de l'influence de l'alimentation sur la biologie du criquet migrateur *Locusta migratoria cinerascens* (Fab.). DES. Fac. Sc. Orsay.

PFADT R.E. — 1949 — Food plants as factors in the ecology of the lesser migratory grasshopper, *Melanoplus mexicanus* (Sauss.). Bull. Wyo. Agric. Exp. Sta. n° 290, 51 pp.

PHIPPS J. — 1950 — The maturation of the ovaries and the relation between weight and maturity in *Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.). Bull. Ent. Res. 40, 539 - 57.

PICKFORD R. — 1958 — Observations on the reproductive potential of *Melanoplus bilituratus* (Wlk.) (Orthoptera : Acrididae) reared on different food plants in the laboratory. *Canad. Ent.* 90 : 483 - 5.

PORAS M. — 1971 — Etude bioécologique du criquet migrateur africain *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.) dans son milieu naturel au Mali. Thèse 3ème cycle publiée en 1972. Annales de l'Université d'Abidjan. Série E. Ecologie Tome V. Fascicule 1.

PRAT H. — 1932 — L'épiderme des graminées. Etude anatomique et systématique. Annales des Sciences Naturelles. Botanique 10ème série.

PRUESS et HAGEN (1965) in SINOIR — 1969 —

QUEINNEC Y. — 1973 — Sur le rôle modulateur de l'état physiologique dans les réponses à des stimulus significatifs chez les insectes. Thèse Doctorat d'Etat Université Paul Sabatier de Toulouse.

REMAUDIERE G. — 1954 — Etude écologique de *Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F. (Orth. Acrididae) dans la zone d'inondation du Niger en 1950. *Locusta* n° 2.

RICHARD G. — 1965 — La régulation nerveuse de la prise d'aliment chez l'insecte. *Journal de psychologie normale et pathologique* n° 1. Presse universitaire de France Janvier à mars.

RICHARD O.W. and WALOFF N. — 1954 — Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-locust. Bull.* N° 17, 1, 182.

RUBTZOV I.A. — 1934 — Fertility and climatic adaptation in siberian grasshoppers. *Bull. Entomol. Res.* 25, 339 - 348.

SINOIR Y. — 1965 — Rôle de la teneur en eau dans la prise de nourriture chez le criquet migrateur. *C.R. Soc. Biol.*, 159, 1043 - 1047.

SINOIR Y. — 1968 — Etude de quelques facteurs conditionnant la prise de nourriture chez les larves du criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioïdes*. Facteurs externes. *Ent. Exp. Appl.*, 11, 195 - 210.

SINOIR Y. — 1969 a — Contribution à l'étude de la prise de nourriture chez la larve du criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.) (Orthoptera : Acrididae). Thèse d'Etat.

SINOIR Y. — 1969 b — Le rôle des palpes et du labre dans le comportement de prise de nourriture chez la larve du criquet migrateur. *Ann. Nutr. Alim. CNRS.* vol 23. n° 3.

SCHOONHOVEN L.M. — 1972 — Some aspects of host selection and feeding in phytophagous insects. *Insect and nutrition.* North Holland. Amsterdam.

STRONG L. — 1967 — Feeding, sexual maturation and water balance in female locust. *J. Insect. Physiol.* 13, 495 - 507.

TAUBER D.E., DRAKE C.J. and DECKER G.C. — 1945 — Effects of different food plants on eggs production and adult survival of the grasshopper *Melanoplus bivittatus* Sav. *Iowa State Coll. J. Sc.* 19, 345 - 359.

- TETEFORT J.P. — 1953 — La lutte contre les Acridiens (*Locusta migratoria capito*) à Madagascar. Les moyens préventifs et les procédés de lutte utilisés en période d'invasion. Document inédit.
- TETEFORT J.P. — 1969 — Les sauterelles migratrices et les Recherches Acridiennes à Madagascar. Ext. du Bulletin de Madagascar.
- TETEFORT J.P. et WINTREBERT D. — 1963 — Elements d'acridologie pratique à Madagascar Agron. Trop. 876 - 932.
- THOMAS J.G. — 1966 — The sense organs on the mouth parts of the desert locust (*Schistocerca gregaria*) J. Zool., Lond. **148**, 420 - 448.
- THORSTEINSON A.J. — 1960 — Host selection in phytophagous insects. Ann. Rev. Entomol. **5**, 193 - 218.
- UVAROV B. — 1966 — Grasshoppers and Locusts. Vol. 1. Cambridge University Press.
- VOLKONSKY M. — 1937 — Sur l'action acridifuge des extraits de feuilles de *Melia azedarach*. Arch. Inst. Pasteur. Algérie. **15**, 427 - 432.
- VUILLAUME M. — 1955 — Biologie et comportement, en A.O.F., de *Zonocerus variegatus* avec essai de comparaison entre Acridiens grands et petits migrants.
- WILLIAMS L.H. — 1954 — The feeding habits and food preferences of Acrididae and the factors which determine them. Trans. Royal Entomol. Soc. London. **105**, 423 - 454.
- WINTREBERT D. — 1969 — Identité, écologie et comportement du criquet migrateur dans le sud-ouest Malgache. Thèse d'Etat publiée dans Ann. Soc. Ent. France. **6**, 35 - 152.
- YONLI T. — 1971 — Incidences des conditions de thermopériodes et de photopériodes sur quelques critères biologiques du criquet migrateur africain *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. Thèse 3ème cycle. Orsay.
- ZOLOTAREVSKY B.N. — 1933 — Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur (*Locusta migratoria capito* Sauss.) dans ses foyers permanents. Ann. Epiph. **19**, 47 - 142.

ANNEXE I

Description des épidermes de 37 graminées communes
du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar.

1. <i>Aristida adscensionis mandrarensis</i>	(ARISTIDEAE)	A. Camus
2. <i>Aristida congesta barbicollis</i> ou <i>congesta</i>	(ARISTIDEAE)	Trin. et Rupr.
3. <i>Cenchrus biflorus</i>	(PANICEAE)	Roxb.
4. <i>Cenchrus ciliaris</i>	(PANICEAE)	Linn.
5. <i>Cenchrus echinatus</i>	(PANICEAE)	Linn.
6. <i>Chloris virgata</i>	(CHLORIDEAE)	Swartz
7. <i>Cynodon dactylon</i>	(CHLORIDEAE)	Pers.
8. <i>Dactyloctenium aegyptium</i>	(ERAGROSTIDEAE)	P. Beauv.
9. <i>Dactyloctenium ctenoïdes</i>	(ERAGROSTIDEAE)	Lorch.
10. <i>Digitaria biformis</i>	(PANICEAE)	Willd.
11. <i>Echinochloa colonum</i>	(PANICEAE)	Link.
12. <i>Enneapogon cenchroïdes</i>	(PAPPOPHOREAE)	Hubb.
13. <i>Eragrostis atrovirens</i>	(ERAGROSTIDEAE)	Trin.
14. <i>Eragrostis ciliaris</i>	(ERAGROSTIDEAE)	R. Br.
15. <i>Eragrostis cylindriflora</i>	(ERAGROSTIDEAE)	Hoscht.
16. <i>Eragrostis capuronii</i>	(ERAGROSTIDEAE)	A. Camus
17. <i>Eragrostis poaeoïdes</i>	(ERAGROSTIDEAE)	P. Beauv.
18. <i>Eragrostis tenella</i>	(ERAGROSTIDEAE)	P. Beauv.
19. <i>Heteropogon contortus</i>	(ANDROPOGONEAE)	P. Beauv.
20. <i>Hyparrhenia rufa</i>	(ANDROPOGONEAE)	Stapf.
21. <i>Imperata cylindrica</i>	(ANDROPOGONEAE)	P. Beauv.
22. <i>Loudetia filifolia</i>	(ARUNDINELLEAE)	Schweick.
23. <i>Oryza sativa</i>	(ORYZEAE)	Linn.
24. <i>Panicum maximum</i>	(PANICEAE)	Jacq.
25. <i>Panicum mahafalense</i>	(PANICEAE)	A. Camus
26. <i>Panicum subalbidum</i>	(PANICEAE)	Kunth.
27. <i>Panicum pseudovoeltzkowii</i>	(PANICEAE)	A. Camus
28. <i>Paspalum commersonii</i>	(PANICEAE)	Lamk.
29. <i>Pennisetum polystachyon</i>	(PANICEAE)	Schult.
30. <i>Phragmites mauritianus</i>	(ARUNDINEAE)	Kunth.
31. <i>Pogonarthria squarosa</i>	(ERAGROSTIDEAE)	Pilger
32. <i>Rhynchelytrum repens</i>	(PANICEAE)	Hubb.
33. <i>Saccharum officinarum</i>	(ANDROPOGONEAE)	Linn.
34. <i>Sporobolus pyramidalis</i>	(SPOROBOLAEAE)	P. Beauv.
35. <i>Tragus berteronianus</i>	(ZOYSIEAE)	Schult.
36. <i>Tricholeana monachne</i>	(PANICEAE)	Stapf et Hubb.
37. <i>Zea mays</i>	(MAYDEAE)	Linn.

Ouvrages consultés : PRAT 1932
CHERMEZON, 1937
JELENC, 1950
METCALFE, 1960
BOSSER, 1969

1. *Aristida adscensionis mandrarensis* (ARISTIDEAE) Planche 1.

Aspect général de l'épiderme très proche de celui d'*Aristida c.b.*, mais les cellules sont plus longues et plus larges. L'espace entre les faisceaux libéroligneux est aussi plus important. Les cellules longues sont à parois engrenées. Le rapport de la longueur sur la largeur est très supérieur à 4. Les cellules courtes sont peu visibles sauf sur l'épiderme des nervures où l'on trouve également des cellules à silice en forme d'haltères. Des cellules subéreuses sont intercalées. Les stomates sont de forme ovale, à cellules subsidiaires triangulaires. Ils sont disposés en rangées régulières, séparées par deux files de cellules longues. Les cellules interstomatiques ont les mêmes caractéristiques que les cellules longues. Cette graminée est consommée occasionnellement par le criquet migrateur, mais sa répartition en touffes isolées limite la probabilité de rencontre de l'insecte avec la plante.

2. *Aristida congesta (barbicollis ou congesta)* (ARISTIDEAE) Planche 1.

L'épiderme est remarquable par la régularité et la rectitude des cellules. Les cellules ont des parois engrenées. Elles sont 3 à 4 fois plus longues que larges. Les cellules courtes placées entre deux cellules longues sont rares ou absentes. Les stomates ont une forme ovale, régulière. Parfois, il n'y a qu'une seule rangée de stomates entre deux files de cellules longues dans l'intervalle séparant les nervures. L'épiderme est orné de nombreuses épines fines et aiguës, ainsi que de cellules à silice en forme d'haltères séparées par des cellules subéreuses. Les inflorescences sont représentées par des fragments d'arêtes qui se trouvent au sommet des glumes ou des lemmas. Ces arêtes sont abondamment garnies d'épines longues et fines. Il est difficile de distinguer avec certitude *Aristida congesta barbicollis* d'*Aristida congesta congesta*. La différence réside essentiellement dans la taille des cellules longues. Celles-ci sont plus longues et plus étroites lorsqu'il s'agit d'*Aristida c.c.* De même, l'épaisseur des parois cellulaires est plus fine. Les feuilles et les inflorescences sont volontiers consommées par le criquet.

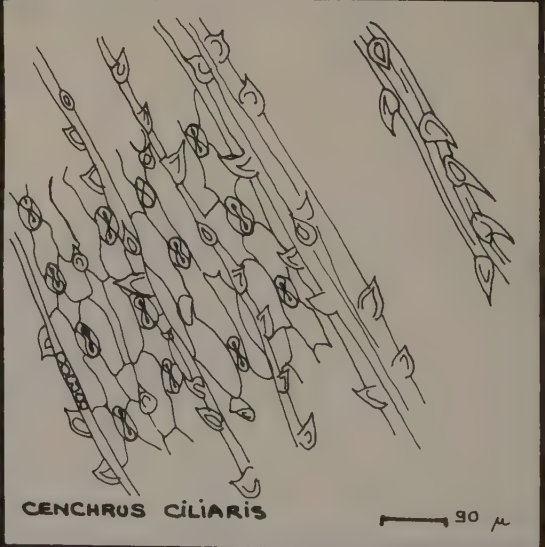
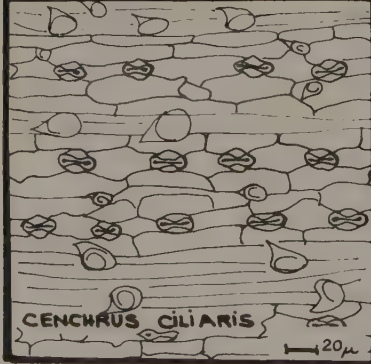
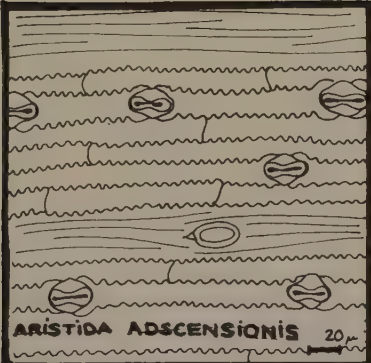
3. *Cenchrus biflorus* (PANICEAE)

L'aspect de l'épiderme est semblable à celui de *Cenchrus ciliaris*. Les différences reposent principalement sur les poils nombreux et longs de la face supérieure des limbes et sur les aiguillons fins et acérés des bords des feuilles. On remarque aussi la présence de petites soies bifides, qui ne sont trouvées ni sur *Cenchrus ciliaris* ni sur *Cenchrus echinatus*. Les inflorescences sont rarement consommées par le criquet migrateur à cause de l'abondance des aiguillons rigides et vulnérants de l'involucre.

4. *Cenchrus ciliaris* (PANICEAE) Planche 1.

L'épiderme est caractérisé par des nervures ornées de nombreux aiguillons dont les extrémités sont quelquefois orientées en sens inverse les unes des autres. La forme générale des cellules longues est rectiligne, les parois sont ondulées. Leur longueur est généralement supérieur à 4 fois la largeur. Les stomates sont ovales, légèrement aplatis, aussi long que la moitié d'une cellule interstomatique. Irrégulièrement disposés, ils sont parfois remplacés par une cellule exodermique en crochet. Ces petits crochets assez nombreux à base ovoïde presque ronds, sont terminés par une pointe courte et fine. Un autre type de cellule exodermique est représenté par des poils bicellulaires de petite taille, relativement difficile à repérer. Huit files de cellules séparent généralement deux nervures. Elles sont faciles à reconnaître car ornées de quelques rangées de cellules en forme d'haltères plus ou moins fusionnées. Les débris de fleurs sont formés de fragments d'involucre correspondant à des ensembles de poils groupés en couronne. Ces involucre sont longuement ciliés sur les bords dans les parties inférieures tandis qu'ailleurs, les soies sont nombreuses et grêles. Les bractéoles sont membraneuses,

PLANCHE 1



ovées, aiguës ou tronquées (lemma) à leurs extrémités. L'épiderme très fin est garni de nombreux petits crochets. Les inflorescences sont souvent consommées par le criquet.

5. *Cenchrus echinatus* (PANICEAE)

A faible grossissement, on remarque sur l'épiderme une très grande densité de petites épines en forme de crochets. Elles sont de plus grande taille sur les bords des limbes. Leur base est ovoïde, la pointe acérée et droite. Un autre type de cellules exodermiques est représenté par des aiguillons localisés sur les nervures. A fort grossissement, l'épiderme ressemble à celui de *C. ciliaris*. Les cellules longues ont des parois ondulées. Les stomates sont larges, légèrement aplatis. Des soies bicellulaires et des couples de cellules siliceuse et subéreuse s'intercalent entre deux cellules longues. Dans l'ensemble, les cellules sont un peu plus larges que celles de *C. ciliaris* et l'espace entre deux nervures contient une dizaine de files de cellules au lieu de huit. Le criquet migrateur consomme seulement les feuilles. Il délaisse les inflorescences pour les mêmes raisons que celles évoquées pour *Cenchrus biflorus*.

6. *Chloris virgata* (CHLORIDEAE) Planche 2.

L'épiderme entre les nervures est fin et de taille réduite. Par contre, le tissu palissadique sous-jacent est important. Les cellules longues sont légèrement engrenées. Leur disposition est régulière. Les cellules interstomatiques, à extrémités concaves, présentent un aspect assez voisin de celui de *Cynodon dactylon*. Quelques soies courtes et spatulées sont disséminées sur l'épiderme. Les stomates sont presque ronds, à cellules subsidiaires triangulaires. Les cellules à silice en forme d'osselets sont localisées sur l'épiderme des nervures. Cette espèce graminéenne est peu consommée par le criquet migrateur dans la nature sauf au moment de la floraison.

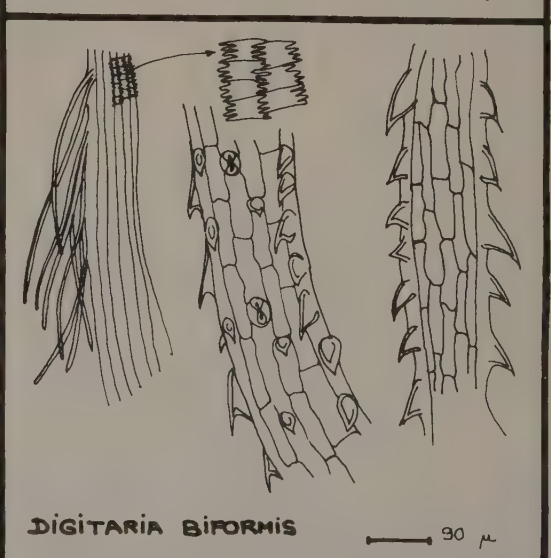
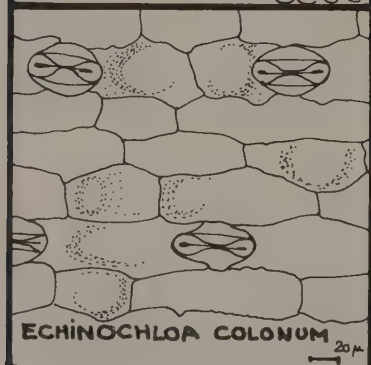
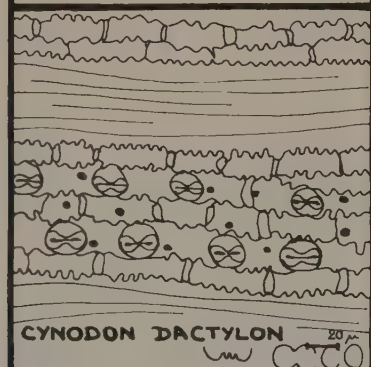
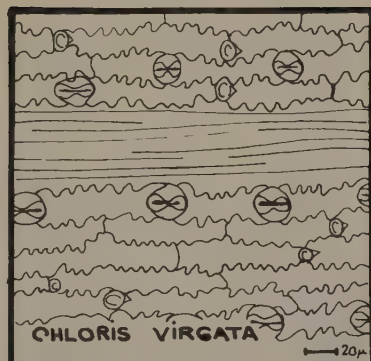
7. *Cynodon dactylon* (CHLORIDEAE) Planche 2.

Espèce graminéenne très bien caractérisée par la présence de nombreuses papilles obliques à parois épaisses, et disséminées sur toute la surface de l'épiderme. Les cellules sont deux à quatre fois plus longues que larges. Les parois sont largement engrenées. Les cellules courtes intercalées entre deux cellules longues sont nombreuses. Elles peuvent se différencier en petits poils courts, bicellulaires, à extrémités arrondies. Les cellules siliceuses en forme d'osselets sont situées sur l'épiderme des nervures. Elles sont appariées à des cellules subéreuses. Les stomates ovales, à cellules subsidiaires triangulaires, sont régulièrement disposées en rangées séparées entre elles par une file de cellules longues. L'espace séparant deux nervures peut contenir sept files de cellules. Les inflorescences appréciées par le criquet migrateur sont reconnues par les glumes très fines, ovées et aiguës. Elles sont ornées de crochets petits et courts. Les cellules épidermiques sont longues, engrenées, dépourvues de papilles. Les couples de cellules siliceuse et subéreuse s'interposent généralement entre deux cellules longues. La forme héliophile se distingue de la forme sciaphile par un épaississement important des parois cellulaires.

8. *Dactyloctenium aegyptium* (ERAGROSTIDEAE)

Graminée facilement reconnaissable par la présence de chaînes de papilles obliques et globuleuses à parois cellulaires fines. Ces formations sont situées sur la face inférieure de l'épiderme. Celui-ci est d'aspect régulier, et constitué de cellules longues à parois épaisses, lâchement engrenées. Les cellules longues sont séparées par des cellules courtes subéreuses et siliceuses. Les expansions exodermiques ont la forme de poils raides, à base tuberculée, profondément enfoncée dans l'épiderme. Ces poils

PLANCHE 2



sont entourés de cellules épidermiques spécialisées. Les stomates sont ronds, de grande taille, avec des cellules subsidiaires hémisphériques. Les cellules courtes se trouvent en chaîne sur l'épiderme des nervures, interrompues par des cellules à silice en forme d'osselets. Les nervures sont bien développées, elles délimitent 6 files de cellules dont 2 rangées de stomates.

9. *Dactyloctenium ctenoides* (ERAGROSTIDEAE)

Le type d'épiderme des feuilles est le même que celui de *Dactyloctenium aegyptium*. « Cette espèce est principalement caractérisée par des caryopses subglobuleux arrondis au sommet, très finement ponctués et verruqueux » au lieu d'être « subglobuleux à oblong, tronqué au sommet, à crêtes transversales grossières et peu nombreuses » pour *Dactyloctenium aegyptium* (BOSSER, 1969). En pratique, il est très difficile de distinguer ces deux espèces à partir de fragments d'épiderme contenus dans les fèces.

10. *Digitaria biformis* (PANICEAE) Planche 2.

L'épiderme est très fin. Il se présente en larges lambeaux dans les débris alimentaires. Les cellules longues sont rectangulaires, la longueur atteint 2 à 4 fois la largeur. Les parois cellulaires sont ondulées. Les cellules courtes sont différenciées en crochets à pointe courte et fine, ainsi qu'en poils bicellulaires rectilignes. Les stomates ronds sont irrégulièrement répartis, de telle sorte qu'ils ne forment pas de rangées continues. De forts aiguillons ornent l'épiderme des nervures ainsi que les bords des limbes. Leurs extrémités sont tournées dans des sens opposés. Les inflorescences sont constituées par deux types d'épillets : l'un sessile et glabre, l'autre pédicellé et pileux. Les glumes sont de forme lancéolée et de grande taille avec des cellules épidermiques à parois en forme de Z. Elles sont très profondément engrénées et forment de grandes plages homogènes. Ces glumes sont soit totalement dépourvues de poils, soit très abondamment garnies de poils fins. L'épiderme très caractéristique des glumes facilite leur identification. Les criquets consomment plutôt les inflorescences que les feuilles.

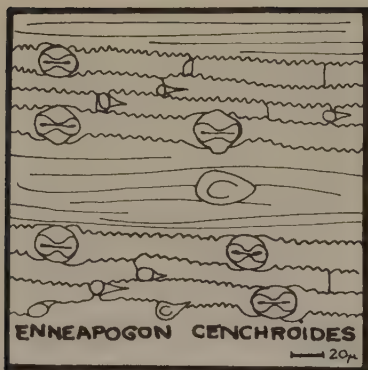
11. *Echinochloa colonum* (PANICEAE) Planche 2.

L'épiderme de cette graminée est caractérisé par la présence de cellules longues bulliformes, polygonales dont la largeur atteint environ la moitié de la longueur. Ces cellules sont concaves, ce qui donne un aspect « gaufré » de grosses papilles à parois épaisses. On retrouve ces particularités sur les cellules interstomatiques. Les cellules courtes sont difficiles à déceler. Elles sont différenciées en petit poils fins bicellulaires. Les stomates sont aplatis et ordonnés en rangées généralement séparées entre elles par 3 files de cellules longues.

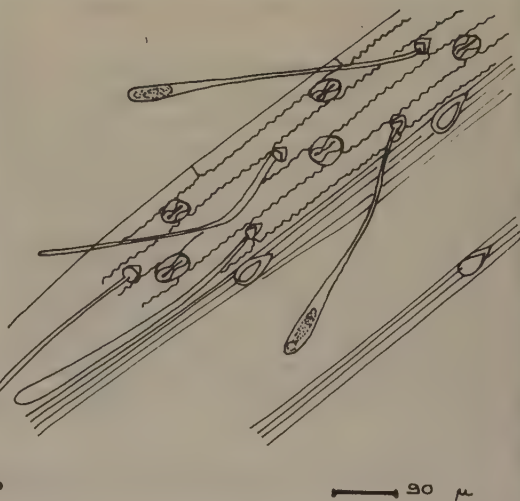
12. *Enneapogon cenchroides* (PAPPOPHOREAE) Planche 3.

À l'examen microscopique à faible grossissement, on observe une grande densité de soies glandulaires longues, à extrémités arrondies sur l'épiderme des limbes. Les cellules épidermiques ont des parois fines. Les cellules longues sont régulières et légèrement engrénées. L'espace délimité entre 2 nervures est réduit. Il ne contient que 5 files de cellules parmi lesquelles on distingue 2 rangées de stomates. Ceux-ci sont ovales, à cellules subsidiaires nettement triangulaires. En dehors des grandes soies glandulaires se trouvant à la jonction de deux cellules longues, on observe également de petits crochets à extrémités effilées. Les cellules à silice sont localisées sur l'épiderme des nervures et ont une forme très typique d'haltère. Ces nervures sont également ornées de forts aiguillons assez régulièrement répartis. Les inflorescences sont très appréciées par le criquet migrateur. Elles se présentent sous la forme de lemmas

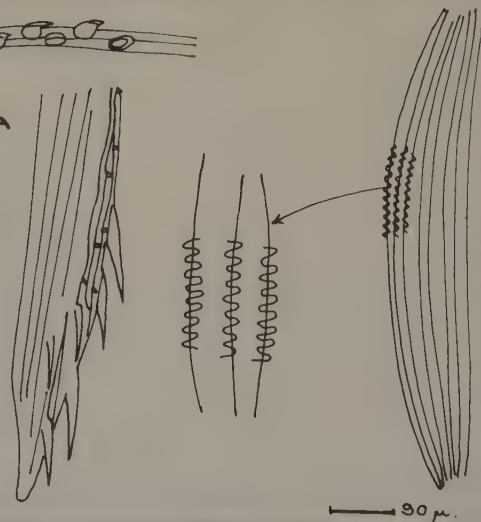
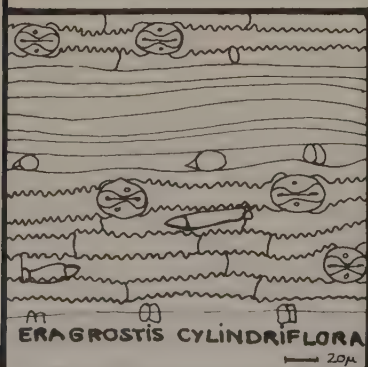
PLANCHE 3



ENNEAPOGON CENCHROIDES



ERAGROSTIS CYLINDRIFLORA



plieuses et concaves à neuf nervures, se prolongeant chacune par une arête droite, finement ciliée et pectinée.

13. *Eragrostis atrovirens* (ERAGROSTIDEAE)

Le criquet migrateur consomme préférentiellement les inflorescences. Elles sont ovées, lancéolées, à nervures saillantes et abondamment ciliolées. Cette dernière caractéristique est bien visible sur les bords de la bractéole. L'épiderme est fin, orné de très nombreux petits crochets (scabérule), tournés vers le sommet de l'organe. Nous n'avons pas spécialement étudié l'épiderme des feuilles, lesquelles sont moins fréquemment ingérées que les inflorescences.

14. *Eragrostis cylindriflora* (ERAGROSTIDEAE) Planche 3.

Au microscope, à faible grossissement, les fragments de cette graminée apparaissent sous la forme de longs segments avec de nombreuses et larges nervures entre lesquelles se trouvent des lambeaux d'épiderme fins et étroits. L'épiderme est principalement caractérisé par des cellules longues légèrement ondulées. Ces cellules ont une longueur qui dépasse nettement quatre fois la largeur. Les parois sont du type engréné. Entre deux cellules longues, une cellule courte subéreuse ou un stomate est intercalé. Ce dernier est ovoïde, à nucléus bien visible dans les cellules subsidiaires. La largeur du stomate est supérieure à celle des cellules interstomatiques, de telle sorte que les extrémités de ces cellules s'élargissent pour entourer le stomate. Les expansions exodermiques sont constituées par des soies spatulées bicellulaires, de longueur moyenne. La cellule basale est beaucoup plus longue que la cellule distale qui est de forme hémisphérique. On rencontre également quelques cellules courtes différenciées en crochets à base ovoïde et à pointe courte et aiguë. Ces crochets sont beaucoup plus nombreux sur les nervures. Leurs extrémités sont souvent orientées en sens contraire les unes des autres. Les nervures sont aussi larges que la bande d'épiderme qu'elles limitent. Outre ces crochets, l'épiderme de la nervure est garni de très nombreuses cellules siliceuses rondes, plus ou moins jointives, en forme d'haltères ou de nodules.

Les inflorescences, très appréciées par le criquet migrateur, se retrouvent dans les fèces sous la forme de glumes ovées. L'épiderme est très fin. Il est constitué de cellules longues, régulièrement engrénées. On y retrouve les poils bicellulaires à extrémité arrondie, semblables à ceux de l'épiderme des limbes, mais en plus faible quantité.

15. *Eragrostis ciliaris* (ERAGROSTIDEAE)

L'épiderme se présente dans les fèces du criquet en larges fragments avec des cellules à parois épaisses. L'aspect général est régulier. Les cellules longues, engrénées, presque rectilignes, aussi larges que les stomates, sont séparées par des cellules courtes subéreuses. Les cellules à silice sont peu visibles. Elles sont localisées au niveau de l'épiderme des nervures. Ces dernières sont minces mais bien marquées. Les inflorescences sont représentées par des bractéoles étroitement ovées, à nervures saillantes et abondamment munies de soies aiguës. Les paléas ont une carène longuement ciliée.

16. *Eragrostis capuronii* (ERAGROSTIDEAE)

Les cellules épidermiques de cette graminée sont légèrement sinueuses comme celles d'*Eragrostis cylindriflora*. Toutefois, les parois cellulaires sont ondulées et non engrénées. Les cellules sont aussi larges que les stomates. On compte deux à trois rangées successives de stomates dans l'espace compris entre deux nervures. Celles-ci sont bien nettes. Elles sont aussi larges que la moitié de l'épiderme qu'elles limitent. Les cellules à silice localisées au niveau de l'épiderme des nervures sont difficilement

discernables. Les limbes sont très pileux sur toute leur surface ainsi que sur les bords. Les inflorescences, bien consommées par le criquet migrateur, se caractérisent par la présence de glandes cratériformes sur les ramifications et les pédicelles des épillets. La bractéole ovée est frangée de petites soies courtes et épaisses (ciliolée).

17. *Eragrostis poaeoides* (ERAGROSTIDEAE) Planche 4.

L'aspect général de l'épiderme est différent de celui d'*E. cylindriflora*, car les fragments retrouvés dans les fèces sont plus rares et moins fins, le tissu palissadique étant épais. Les cellules longues sont presque rectilignes, leurs parois sont très finement engrénées. La largeur des cellules est la même que celle des stomates, lesquels sont ovoïdes et légèrement aplatis. Les cellules courtes subéreuses alternent avec les cellules longues. Entre deux nervures, on ne trouve plus qu'une seule rangée de stomates et cinq à six files de cellules longues. Des poils bicellulaires spatulés, de longueur moyenne, sont bien visibles sur l'épiderme des limbes. Il en est de même des petits crochets, surtout groupés au niveau des nervures. Les cellules siliceuses sont rondes. Les nervures sont garnies de nombreuses glandes cratériformes. Ces glandes se retrouvent sur les carènes des bractéoles, rendant ainsi plus facile la détermination de cette espèce graminéenne. On trouve en outre de multiples petits crochets sur l'épiderme de la bractéole. Leurs pointes sont dirigées vers le sommet de l'organe.

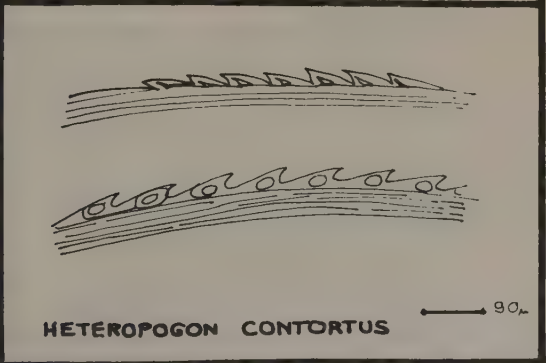
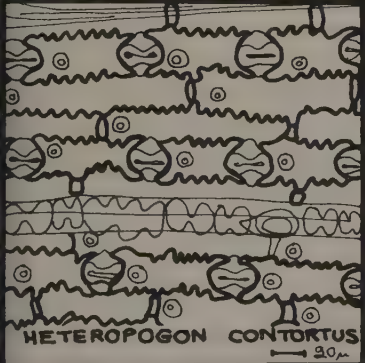
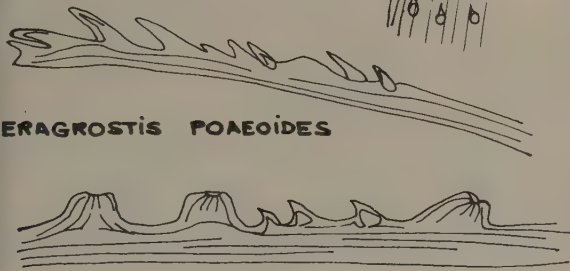
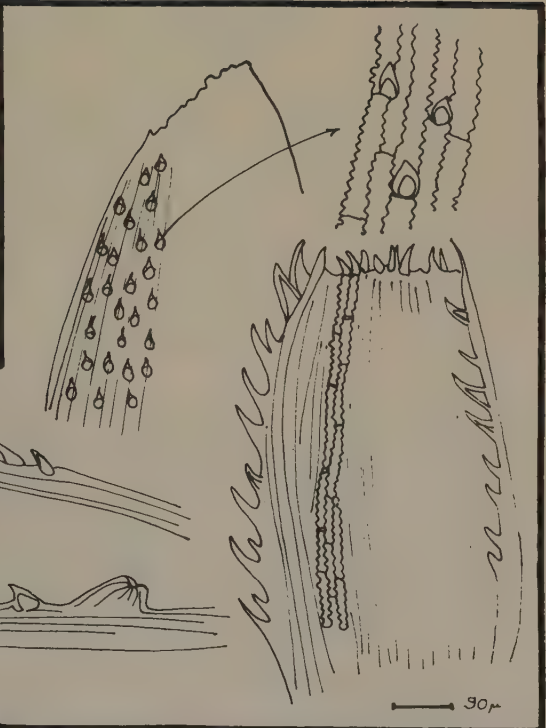
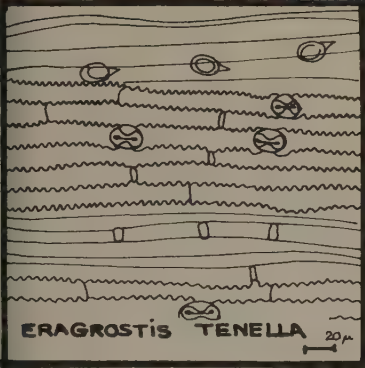
18. *Eragrostis tenella* (ERAGROSTIDEAE)

L'aspect général de l'épiderme rappelle celui d'*E. cylindriflora* à cause de sa régularité. Mais, dans le détail, les cellules longues engrénées sont plus larges et plus courtes. Les stomates gardent la forme ovoïde avec une largeur équivalente à celle des cellules interstomatiques. On trouve des cellules courtes subéreuses entre deux cellules longues. Les cellules à silice sont rondes et moins faciles à reconnaître que celles d'*E. cylindriflora*. Il en est de même de la légère ondulation de la forme générale des cellules longues. Les inflorescences sont bien ingérées par le criquet migrateur. On les repère dans les fèces par des bractéoles carénées ornées de longs poils. Les cellules épidermiques sont semblables à celles des glumes d'*E. cylindriflora* de même que les petites soies bicellulaires à extrémités arrondies.

19. *Heteropogon contortus* (ANDROPOGONEAE) Planche 4.

Cette espèce graminéenne est aisément reconnaissable par la présence d'une multitude de verrues éparpillées un peu partout sur l'épiderme des limbes. Ceux-ci se retrouvent en grands lambeaux dans les fèces. Les verrues atteignent le cinquième de la taille d'un stomate. Les cellules longues sont rectilignes, à parois engrénées. Le rapport de la longueur sur la largeur est de 4. De petites cellules courtes subérifiées alternent avec deux cellules longues au niveau d'un étranglement. Ces cellules courtes sont parfois différenciées en soies bicellulaires, avec un segment basal beaucoup plus long que le segment distal. La largeur est la même sur toute la soie et la longueur atteint environ la moitié de celle d'une cellule longue. Ces soies peuvent être légèrement recourbées. Les stomates sont ovales, légèrement aplatis et un peu moins larges que les cellules interstomatiques. Les noyaux de cellules subsidiaires du stomate sont bien visibles. On trouve des nervures bien marquées tous les cinq ou six files de cellules. Elles sont abondamment pourvues de cellules à silice rondes et jointives constituant des nodules. De forts aiguillons à base ovoïde, pourvus d'un prolongement acéré, jalonnent ces nervures. Sur les vieilles feuilles en chaume, l'épiderme est caractérisé par un très important épaississement des parois cellulaires et une augmentation de la taille des nervures. Les inflorescences sont peu consommées par le criquet migrateur. Elles sont représentées par des bractéoles longues et lancéolées portant des poils raides et acérés sur la carène ainsi que de longs poils à base tuberculée.

PLANCHE 4



Les cellules épidermiques, finement engrénées, sont séparées par des couples de cellules subéreuse et siliceuse. La lemma de la fleur fertile est prolongée par une arête genouillée de 5 à 10 cm de long. Dans les fêces, elles sont fragmentées et apparaissent comme de grands poils bruns emmêlés, visibles à l'œil.

20. *Hyparrhenia rufa* (ANDROPOGONEAE) Planche 5.

L'aspect général de l'épiderme est un peu similaire à celui d'*Heteropogon c.* par les longues cellules engrénées, ornées parfois de quelques papilles. Mais celles-ci sont deux fois plus petites que les verrues d'*Heteropogon c.* et surtout plus rares. Les cellules longues se rejoignent par l'intermédiaire d'un couple de cellules siliceuse et subéreuse au niveau d'un étranglement atténué. Les cellules courtes sont différenciées de temps en temps en une petite soie rectiligne bicellulaire dont l'extrémité est élargie et tronquée. Il peut s'agir d'une cassure d'une soie plus longue. Les nervures sont bien visibles, assez fines et abondamment garnies de cellules à silice jointives en forme d'haltères. Ces nervures sont dépourvues d'aiguillons à l'inverse d'*Heteropogon c.* Par contre, les limbes sont bordés de longues et puissantes épines droites. Les inflorescences sont reconnues par les bractéoles longues et étroites. L'épiderme très fin est constitué par des cellules longues, légèrement engrénées, et des cellules courtes différenciées soit en cellules subéreuses ou siliceuses, soit en petits crochets ovoïdes, soit encore en petites soies bicellulaires à extrémités tronquées. Les bords des bractéoles sont munis de nombreuses épines en crochets à pointe acérée, droite et à base un peu tuberculée. Les lemmas des fleurs fertiles sont terminées en arête longue de 2 à 4 cm seulement. Dans les fêces, elles ressemblent à celles d'*Heteropogon c.* en formant des écheveaux plus ou moins emmêlés.

21. *Imperata cylindrica* (ANDROPOGONEAE) Planche 5.

Les cellules épidermiques sont peu visibles à cause d'un important tissu palissadique sous-jacent. Les cellules longues, à parois épaisses et lisses, sont quatre fois plus longues que larges. Entre deux cellules longues, on trouve une cellule courte subéreuse ou un couple de cellules subéreuse et siliceuse. Les stomates ovales ont une largeur supérieure à celle des cellules longues. Ils sont encadrés par des cellules interstomatiques de grande taille. On dénombre une seule rangée de stomates parmi trois ou quatre files de cellules dans l'espace délimité par deux nervures. Celles-ci sont larges et semblent dépourvues d'expansions exodermiques. Seules, des cellules à silice en forme de nodules sont faciles à reconnaître.

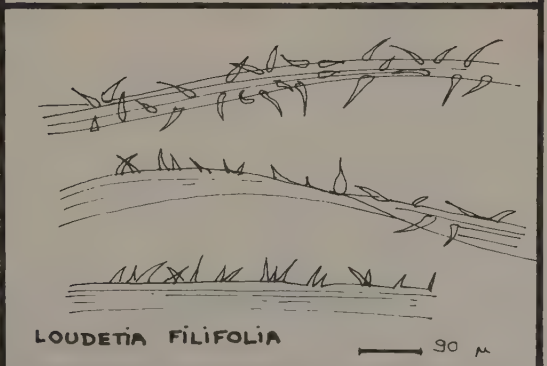
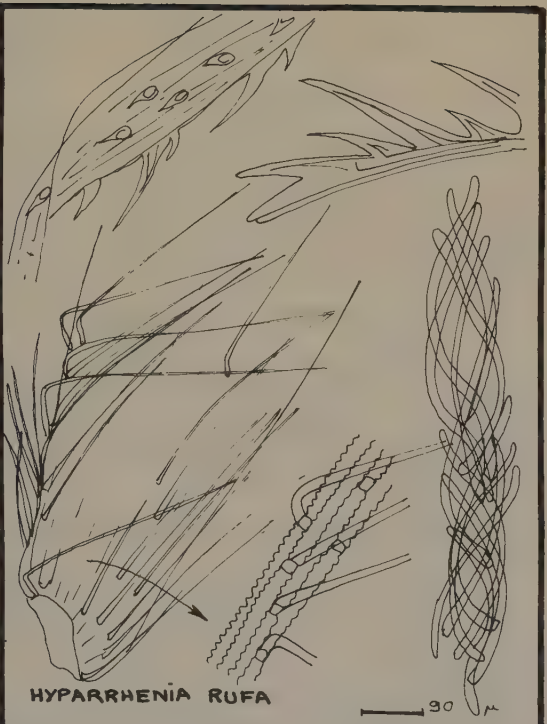
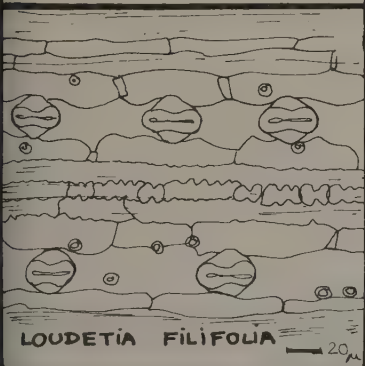
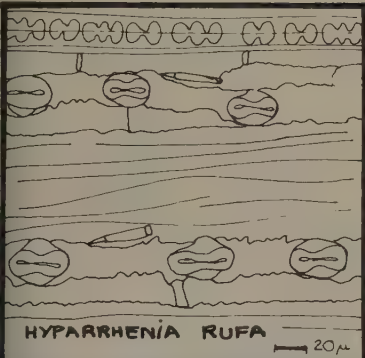
22. *Loudetia filifolia* (ARUNDINELLEAE) Planche 5.

Espèce graminéenne rapidement identifiable par la présence d'une multitude de courtes épines à extrémité acérée. Ces épines sont essentiellement localisées au niveau des nervures et n'ont pas d'orientation particulière. L'épiderme délimité par deux nervures ne contient que trois files de cellules dont une rangée de stomates. Les cellules longues ont une paroi ondulée et sont 4 fois plus longues que larges. Elles sont souvent séparées par une cellule courte. Les cellules interstomatiques sont généralement plus courtes que les cellules longues et entourent des stomates ovales de forme très régulière. Les cellules siliceuses ne se rencontrent que sur l'épiderme des nervures soit en nodules soit en haltères.

23. *Oryza sativa* (ORYZAE) Planche 6.

L'épiderme est caractérisé par de très nombreuses papilles rondes de petite et de grande taille. Les limites des cellules épidermiques sont très difficiles à discerner en dehors des cellules stomatiques. Ces dernières ont une dimension inférieure à celle des

PLANCHE 5



cellules stomatiques. Ces dernières ont une dimension inférieure à celle des grandes papilles et sont ordonnées en 3 ou 4 rangées dans l'espace compris entre 2 nervures consécutives. Les stomates sont de forme ovale et les cellules subsidiaires sont triangulaires. L'épiderme des nervures est pourvu de forts aiguillons. Les cellules siliceuses en forme d'osselets y sont nombreuses de même que des cellules courtes groupées par deux.

24. *Panicum maximum* (PANICEAE) Planche 6.

L'épiderme est constitué de cellules longues finement engrénées et légèrement ondulées, ce qui rappelle un peu l'aspect d'*Eragrostis c.* Les cellules courtes sont soit subéreuses et siliceuses, soit différenciées en crochets à base ovoïde et à pointe courte et aiguë. Ces derniers se trouvent sur les bords des nervures. Les stomates ronds ou ovoïdes forment des rangées régulières alternant avec deux files de cellules longues. Les nervures sont larges et abondamment pourvues sur l'épiderme de plusieurs rangées de cellules à silice en forme de nodules.

25. *Panicum mahafalense* (PANICEAE)

Epiderme fin, un peu semblable à celui de *Panicum m.* par l'ondulation des cellules longues à parois engrénées. Les cellules courtes sont soit subéreuses, soit stomatiques. On compte 2 rangées successives de stomates assez ronds et une dizaine de files de cellules entre deux nervures. Les inflorescences sont révélées dans les fèces par la présence de glumes longues et lancéolées, pubescentes.

26. *Panicum subalbidum* (PANICEAE) Planche 7.

Espèce graminéenne remarquable par la présence de puissants aiguillons sur les nervures. Celles-ci délimitent un espace comprenant 5 files de cellules longues à parois ondulées. Une cellule courte s'intercale entre deux cellules longues. Parfois, ces cellules courtes se différencient en crochets. Cette graminée est peu consommée par le criquet migrateur dans la nature.

27. *Panicum pseudovoeltzokowii* (PANICEAE) Planche 7.

L'épiderme est caractérisé par trois catégories de cellules longues agencées entre elles selon une séquence assez régulière. En général, on compte 4 ensembles d'une nervure à la suivante. Les cellules longues ont des parois épaisses et persillées. Elles peuvent être :

- rectangulaires et à extrémités droites (A)
- rectangulaires à extrémités concaves lorsqu'elles entourent des stomates (B)
- polygones (C)

Les stomates sont aplatis, aussi larges que les cellules interstomatiques (B), mais deux fois moins longs. A partir d'une nervure, les rangées de stomates sont intercalées entre 2 à 3 files de cellules (A) et 2 à 3 files de cellules (C). Les cellules courtes intermédiaires entre deux cellules longues sont subéreuses et de forme rectangulaire. On distingue quelques petites soies rectilignes à sommet tronqué à la jonction des cellules polygones. Les nervures sont assez étroites (de la largeur de trois files de cellules longues) mais bien marquées. De nombreuses cellules à silice en forme de nodules ornent l'épiderme. En saison des pluies, l'épiderme garde les mêmes caractéristiques séquentielles mais les cellules sont moins larges avec des parois plus minces et peu engrénées. Les fragments d'inflorescences sont souvent abondants dans les fèces. Ils sont principalement constitués par des glumes ovées, nervées et à épiderme très fin portant de nombreux petits crochets à base globuleuse. Les cellules longues sont profondément engrénées et séparées entre elles par des cellules subéreuses bien visibles. Parfois on retrouve quelques petits segments de pédicelle portant l'épillet.

PLANCHE 6

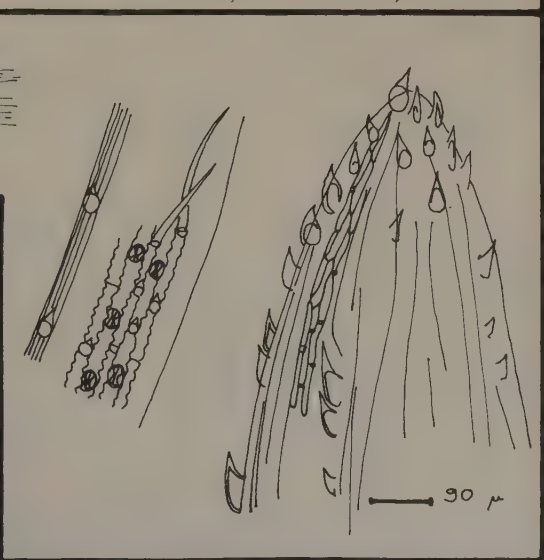
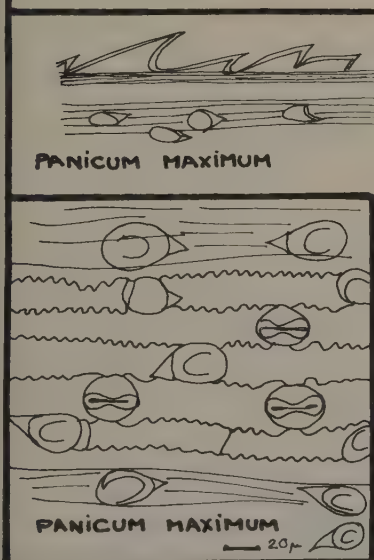
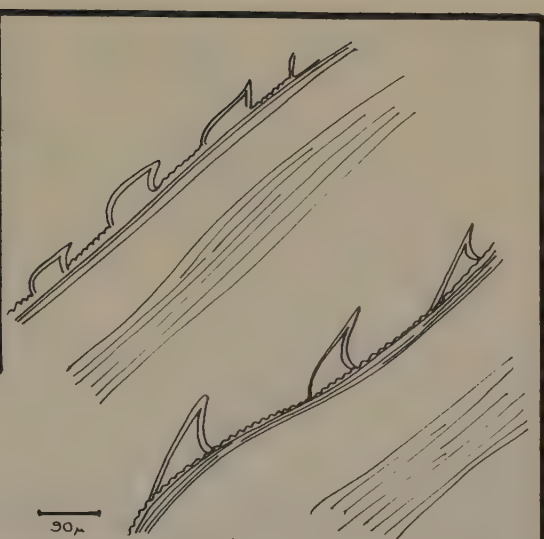
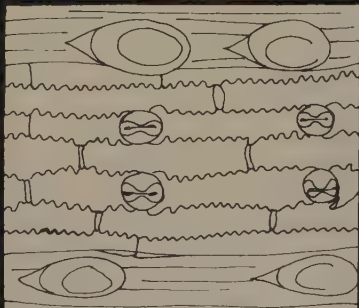
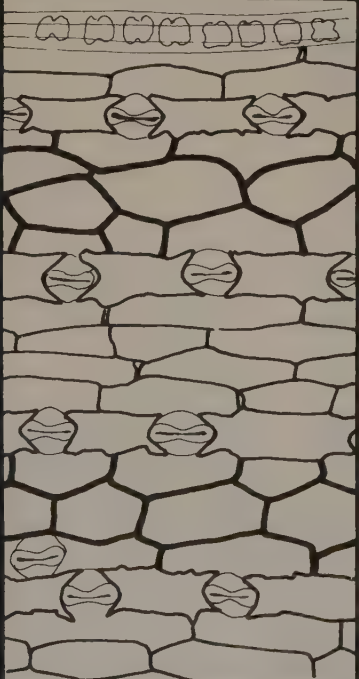


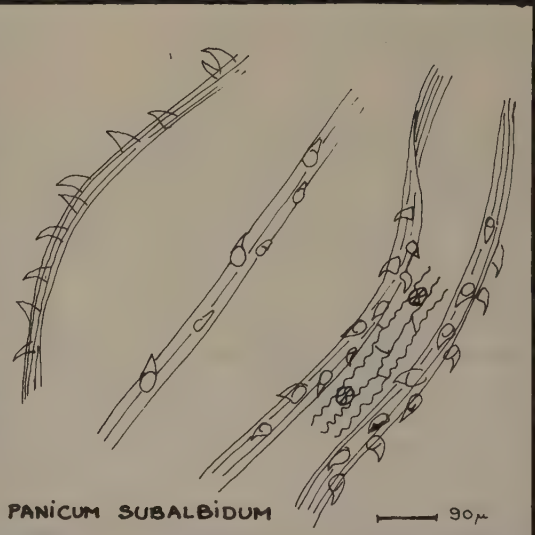
PLANCHE 7



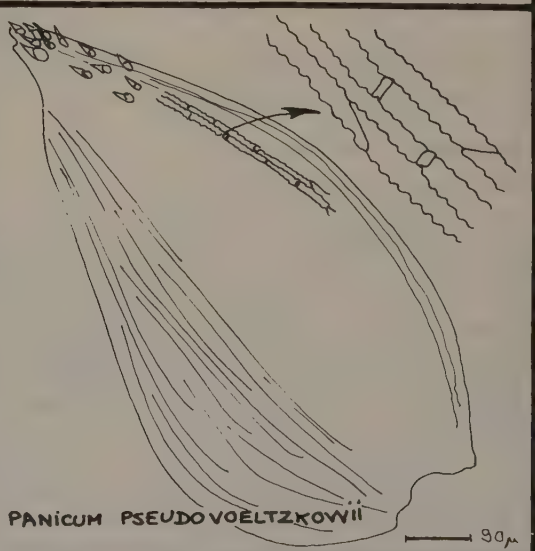
PANICUM SUBALBIDUM
20 μ



PANICUM PSEUDOVOELTZKOWII
20 μ



PANICUM SUBALBIDUM
90 μ



PANICUM PSEUDOVOELTZKOWII
90 μ

28. *Paspalum commersonii* (PANICEAE) Planche 8.

Espèce graminéenne aisément identifiable par des épines de très grande taille, éparpillées sur les limbes des feuilles. L'épiderme présente un aspect régulier avec une rangée de stomates intercalée entre 2 files de cellules longues. Ces cellules sont rectangulaires, à parois épaisses, grossièrement engrénées et 4 fois plus longues que larges. Les ornements sont constitués par des crochets à base globuleuse et à extrémité fine et pointue, ainsi que par de petites soies courtes et tronquées. Les stomates ovales sont disposés régulièrement. Les cellules à silice, principalement localisées au niveau de l'épiderme des nervures, sont difficilement discernables.

29. *Pennisetum polystachyon* (PANICEAE) Planche 8.

Epiderme régulier composé de cellules longues finement ondulées. Les cellules siliceuses et subéreuses sont réduites et difficiles à repérer. Par contre, des cellules courtes différenciées en petits crochets sont nombreux et bien visibles. Leur largeur n'excède pas celle des cellules avoisinantes. Les cellules interstomatiques sont plus courtes et plus larges que les cellules longues. On observe fréquemment un décollement de la membrane cellulaire ce qui donne un aspect « embrouillé » assez caractéristique de cette plante. Les stomates ovales et légèrement aplatis sont régulièrement disposés en rangée. Les nervures sont bien marquées, alors que les cellules siliceuses en forme de nodules sont peu apparentes.

30. *Phragmites mauritanus* (ARUNDINEAE) Planche 8.

L'épiderme est très complexe avec deux types de cellules longues :

- cellules à parois engrénées et de forme régulière,
- cellules à parois lisses et de forme irrégulière, encastrées les unes dans les autres comme un puzzle.

Dans l'espace compris entre deux nervures, on observe dans l'ordre : 3 rangées de cellules longues engrénées en alternance avec des cellules courtes, puis 2 rangées de stomates séparées par une file de cellules longues sinueuses, et de nouveau 3 rangées de cellules longues régulières. Les cellules longues sinueuses sont couplées au complexe silico-subéreux. Les cellules à silice sont oblongues en forme d'osselets. Les cellules courtes se différencient soit en aiguillons sur les nervures soit en petites soies épaisses de la dimension d'une cellule longue. Les stomates sont ovales, légèrement aplatis. Les cellules subsidiaires sont en forme de dômes. Cette graminée est peu consommée par le criquet à cause de la forte silicification des feuilles.

31. *Pogonarthria squarosa* (ERAGROSTIDEAE) Planche 9.

L'épiderme délimité entre 2 nervures est fin et étroit. L'aspect général est voisin de celui d'*Eragrostis c.* par la forme des cellules longues. Celles-ci sont légèrement ondulées, mais à parois persillées. On retrouve de petites soies spatulées bicellulaires, composée par une cellule basale aussi longue que la cellule distale. Les cellules longues sont séparées entre elles par des cellules à silice en forme d'osselets. Les stomates sont ronds ou ovales avec des cellules subsidiaires triangulaires. Les nervures sont très profondément marquées, elles apparaissent tous les 5 files de cellules environ.

32. *Rhynchelytrum repens* (PANICEAE) Planche 9.

L'épiderme très fin est caractérisé par de longues soies bicellulaires à cellule basale ronde et à cellule distale longue et pointue, à parois épaisses. Ces soies sont insérées au niveau de la jonction entre deux cellules longues. Ces dernières sont finement ondulées, parfois bulliformes et souvent mal délimitées. Les stomates sont

PLANCHE 8

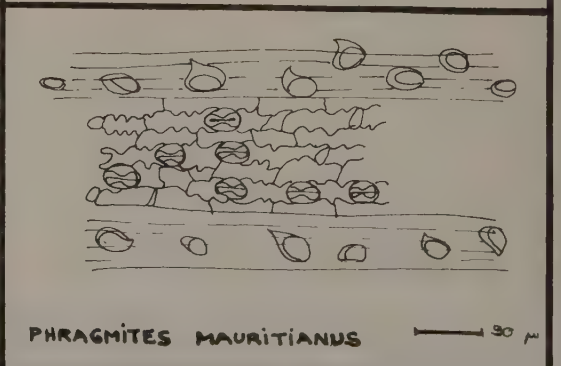
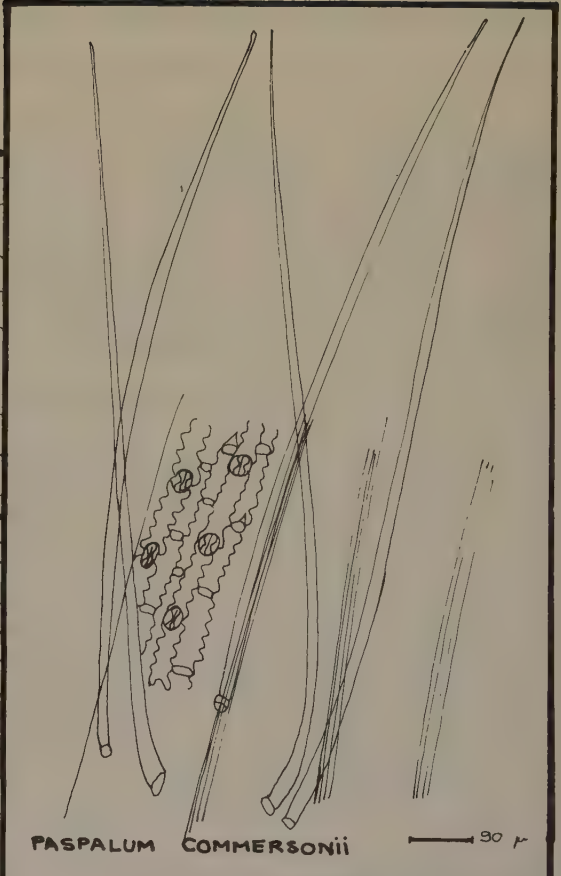
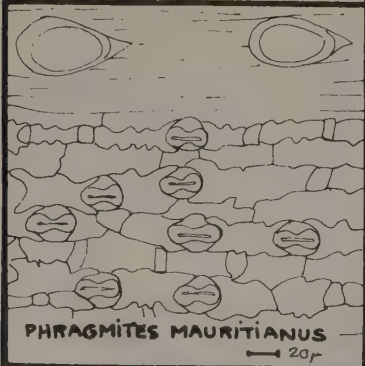
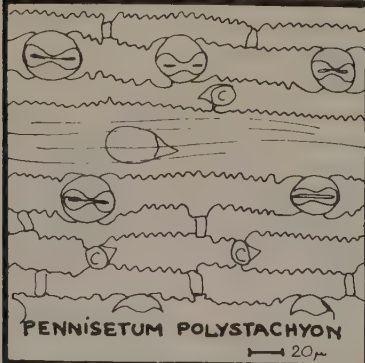
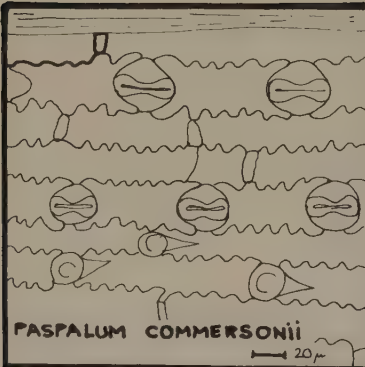
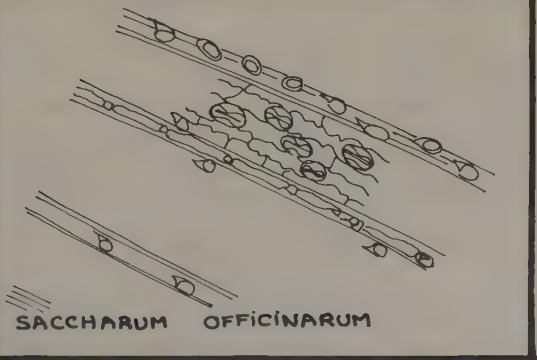
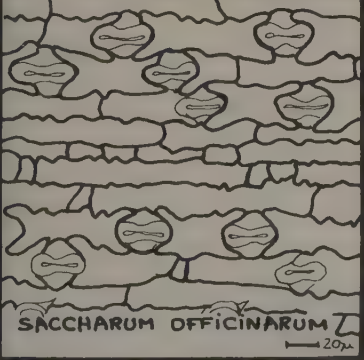
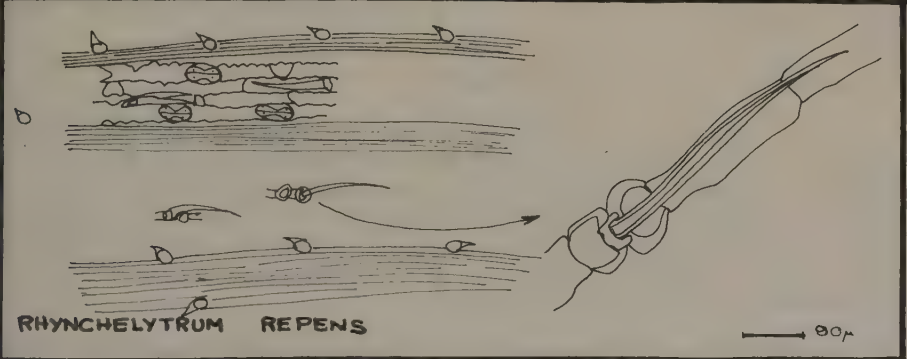
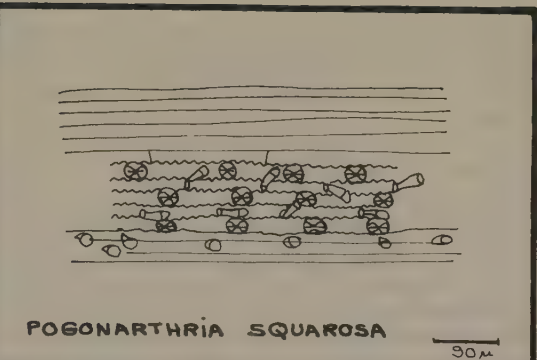
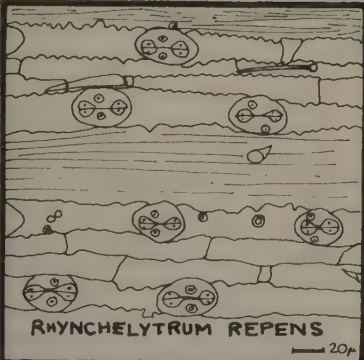


PLANCHE 9



ovales, légèrement aplatis à cellules subsidiaires triangulaires contenant des noyaux bien visibles. Des couples de cellules subéreuses et siliceuses sont intercalés entre les cellules longues. Les nervures bien marquées sont parsemées de crochets dont les extrémités peuvent être orientées en sens contraire. Les cellules à silice ont des formes de nodules. Le criquet consomme peu les feuilles, par contre les inflorescences sont nettement délaissées.

33. *Saccharum officinarum* (ANDROPOGONEAE) Planche 9.

Epiderme reconnaissable à faible grossissement au microscope par la présence de larges nervures ornées d'aiguillons épais. A fort grossissement, les cellules longues sont presque lisses. Elles sont séparées entre elles par un couple de cellules siliceuse et subéreuse. Les cellules interstomatiques sont de longueur variable. Parfois, on en compte 2 d'un stomate à l'autre. Ces derniers sont larges, légèrement aplatis, disposés irrégulièrement. Dans l'espace situé entre deux nervures, la séquence cellulaire est constituée par 2 files de cellules longues suivies de 2 files de cellules interstomatiques puis d'une à 2 files de cellules longues. Les cellules à silice situées sur l'épiderme des nervures sont en forme d'haltères dont le bras est plus ou moins raccourci.

34. *Sporobolus pyramidalis* (SPOROBOLAE) Planche 10.

Epiderme caractérisé par des cellules longues à parois persillées. La longueur varie de 2 à 5 fois la largeur. Les cellules interstomatiques sont courtes et concaves, isolant des stomates de grande taille. Ceux-ci ont des cellules subsidiaires triangulaires. Les cellules siliceuses en forme d'osselets séparent deux cellules longues successives. Elles sont abondantes sur l'épiderme des nervures qui sont bien développées. L'espace délimité entre 2 faisceaux libéro-ligneux ne contient que 4 files de cellules dont une rangée de stomates.

35. *Tragus berteronianus* (ZOYZIEAE) Planche 10.

L'épiderme compris entre 2 nervures est assez étroit. Il est égal à la largeur d'un faisceau libéro-ligneux. Les cellules longues sont rectangulaires et à parois ondulées. Les cellules interstomatiques sont bulliformes et assez courtes. Elles enveloppent complètement des stomates de forme régulière, ronds et de grande taille. Les cellules subsidiaires sont triangulaires. On ne trouve les cellules courtes que sur l'épiderme des nervures où elles sont regroupées par 2 ou par 5. Les cellules à silice en forme d'osselets y sont également localisées.

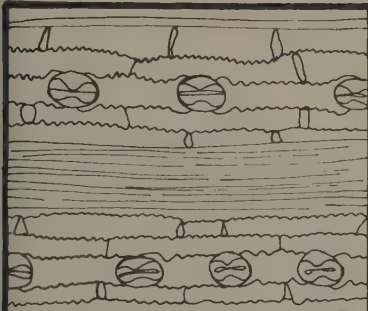
36. *Tricholeana monachne* (PANICEAE) Planche 10.

L'épiderme a un aspect très régulier. Il est constitué par des cellules longues et rectilignes à parois épaisses et engrénées, alternées avec des cellules courtes et subéreuses. D'une nervure à l'autre, on trouve 2 files de cellules longues, une rangée de stomates, 5 files de cellules longues, une rangée de stomates et 2 files de cellules longues. Les nervures peu apparentes sont abondamment ornées de cellules à silice en nodules. Les stomates sont ovales. Leur disposition est régulière.

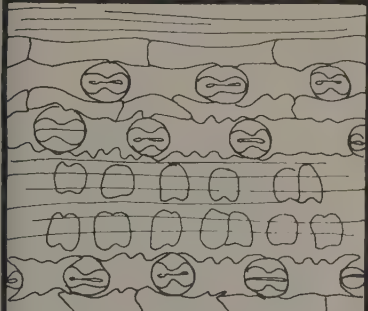
37. *Zea mays* (MAYDEAE) Planche 10.

L'épiderme est caractérisé par des cellules de grande taille, régulièrement réparties. L'espace compris entre 2 nervures est très grand, ce qui explique l'absence de nervures sur de nombreux fragments d'épiderme trouvés dans les fèces. Les cellules

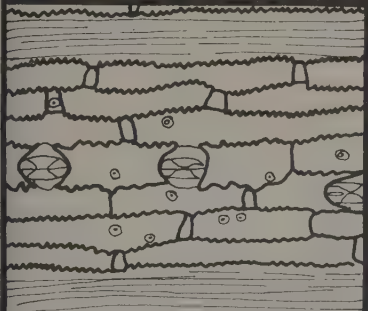
PLANCHE 10



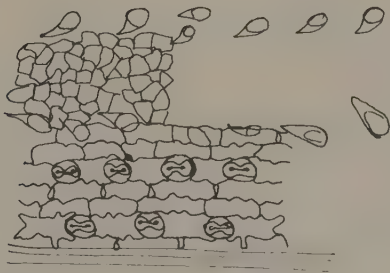
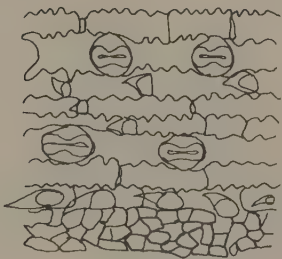
SPOROBOLUS PYRAMIDALIS
20 μ



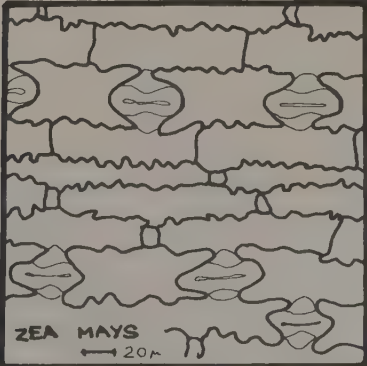
TRAGUS BERTERONIANUS
20 μ



TRICHOLAENA MONACHNE
20 μ



ZEA MAYS



ZEA MAYS
20 μ

longues sont rectilignes et à parois engrénées. La longueur varie de 3 à 5 fois la largeur. Entre deux cellules longues, s'intercale un couple de cellules siliceuses et subéreuses. Les cellules interstomatiques sont beaucoup plus courtes, et généralement, la longueur est équivalente à la largeur. Les extrémités sont nettement concaves, entourant des stomates ovales à cellules subsidiaires triangulaires. Les rangées de stomates sont séparées par 3 ou 5 files de cellules longues. Les cellules courtes sont différenciées soit en crochets, soit en aiguillons. Les premiers sont disséminés, tandis que les seconds sont disposés en rangées sur l'épiderme. Dans l'espace compris entre 2 nervures, on trouve au centre, une zone de cellules polygonales bordée par deux rangées d'aiguillons. Cette organisation est surtout visible sur un montage d'épiderme pris sur un limbe. Elle est plus rarement observée dans les fragments d'épiderme trouvés dans les egestas.

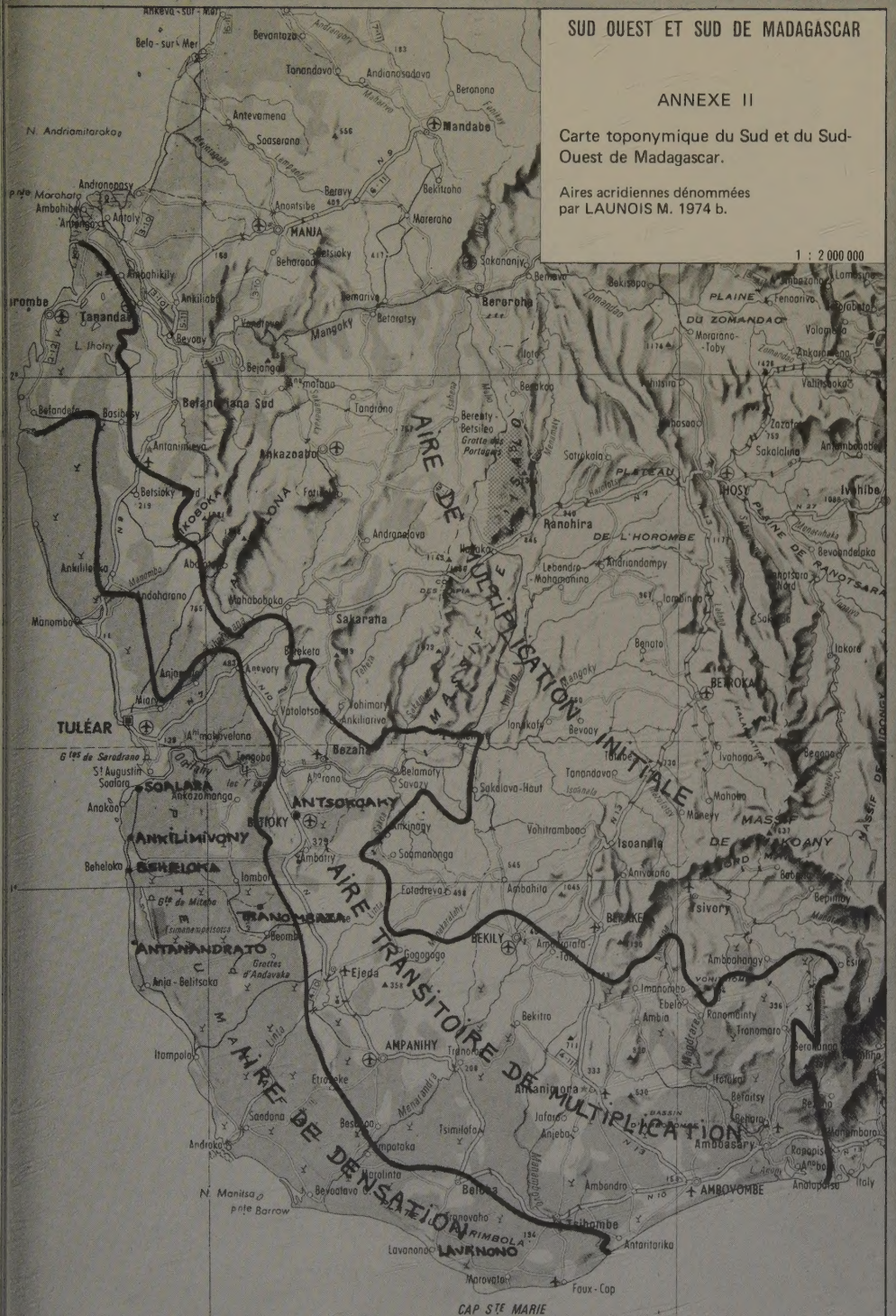
SUD OUEST ET SUD DE MADAGASCAR

ANNEXE II

Carte toponymique du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar.

Aires acridiennes dénommées par LAUNOIS M. 1974 b.

1 : 2 000 000



CAP STE MARIE

Réalisé par les Ateliers HECK S.A.
54, rue Washington
94210 LA VARENNE - FRANCE
Tél. 283-84-98

2e Tr. 1975

